

BIRÓ PÉTER

A BALATON HALÁLLOMÁNYÁNAK STRUKTURÁLIS VÁLTOZASAI

Summary

Investigations on population dynamics of fish stocks of Lake Balaton performed during 1976–80 verified remarkable changes taken place in age- and size-structure of certain species. These changes were caused similarly by accelerated eutrophication, introduction of exotics and intensive exploitation.

Growth, population structure, mortality, P/B-ratio of different species (bream, *Alburnus alburnus*, Iream, *Abramis brama*, pikeperch, *Stizostedion lucioperca*, asp, *Aspius aspius*, and sichel, *Pelecus cultratus*) differed in populations inhabiting various lake areas (Table 3, Figs 1–4).

The growth of bleak during the first two years was stepwise and the condition of the fry showed higher temperature dependence during its early phase of postembryonic development. The retardation of growth in summer-time might be caused by different factors like the feeding pattern of fry, the available food stuff in the littoral zone, the stock density, the climate, as well as the effects of other organisms (e. g. predation). Developing embryos and freshly hatched larvae were sensitive to 2,4-D-containing herbicide.

In the littoral zone of the lake, about 3–5 broods of bream develop annually. However, their growth and condition were less influenced by the temperature as compared to those of bleak. The assessed biomass of sexually mature stock of bream was 160 kg/ha and that of the annual net-production 44 kg/ha. The population density, particularly in the Keszthely-Bay has increased by 5 to 10% resulting in a sharpening competition. The rate of annual exploitation of the bream stock (41%) seemed to be optimal as based on its biological productivity potential. Maximum yields are probable in age-groups 9+ to 13+ (Fig. 5). Among the species studied, this stock proved to be the most stable.

The growth and structure of pikeperch populations have altered significantly as a consequence of a sharp decline in the stock density observed during the last decade. The number of age-classes being present in the NE-basin (13) exceeds that of the SW-basin (8). Parallel with the acceleration of eutrophication, the rate of growth in length decreased at first. Later, following a drop in the stock density it increased and became faster than 10 years ago (Fig. 4). In contrast to the previous observations the growth rate showed density independence and was characterized by areal differences. Along the longitudinal axis of the lake from NE to SW was the growth of pikeperch faster and the annual mortality lower. Because overfishing of the sexually mature stock it wants more protection and selective fishing (Fig. 6).

The growth, the age- and size-structure of the stock of asp showed smaller differences on various lake areas. Mean biomass and stock density of asp assessed to be 0.37 kg/ha and 0.4 ind./ha,

respectively. Because of the relatively low population density of the stock it is unstable, less productive ($P/B = 28.6\%$, annual mortality 48%) and biologically overfished. Maximum yield may be achieved in age-group 4+ (Fig. 7).

Pelecus cultratus is a relatively fast growing pelagic species of the lake. Its rate of production and annual mortality differed slightly from the NE to the central basins of the lake. The loss of mature stock is mainly caused by the fisheries. Yield-per-recruit estimates for various age-groups were higher by 66% in the central basin, than those in the NE one. Maximum yield is produced in 9.5 to 10 years of age (Figs 8–9). Earlier about 100–150 tonnes of sikel were harvested annually from Lake Balaton, which value decreased continually since 1965, and amounted in 1978 only to 9.3 tonnes. Such a strong depletion of the stock has never been observed in any other fish species in Lake Balaton. New protecting measures are badly wanted in the near future.

To develop the most suitable management of the fish stocks in Lake Balaton, the fisheries should be adjusted to the concrete productive capacity and density of harvested species. This activity has to consider every year both the favourable and the disadvantageous changes taking place in the community. The biological background to these activities are basically the controlled alterations in the composition of the fish fauna, as well as the structure and the dynamics of the populations of the species in question.

Összefoglalás

Az 1976–80. években, végzett populáció-dinamikai vizsgálatok eredményei szerint a Balaton halállományának fajösszetételében, az egyes halfajok populációinak méret- és kor szerinti struktúrájában szembetűnő változások játszódtak le. Ezek előidézésében a felgyorsult eutrofizálódás, idegen halfajok betelepítése, intenzív állománykihasználás stb. egyaránt szerepet játszottak. A küsz (*Alburnus alburnus*), dévérkeszeg (*Abramis brama*), fogassüllő (*Stizostedion lucio-perca*), ragadozó őn (*Aspius aspius*), garda (*Pelecus cultratus*) növekedése, populáció-struktúrája, mortalitása, produkció-aránya a tó egyes területein élő állományokban eltérő volt (3. táblázat, 1–4. ábra).

A küsz növekedése élete első két évében lépcsőzetes volt, kondíciója a posztembrionális növekedés korai szakaszában a víz hőmérsékletével szorosabb összefüggést mutatott. Nyáron a növekedés lassúbbá válását az ivadék táplálkozásmódja, a parti sávban rendelkezésre álló táplálékkészlet, az állomány sűrűsége, a klíma és más szervezetek hatása (pl. ragadozás) okozhatják. Az ikrában fejlődő embriók és frissen kelt lárvák érzékenyek a külső környezetből esetleg bejutó mérgeanyagokkal (pl. 2,4-D-vel) szemben.

A tó parti övében a dévérkeszegnek évente kb. 3–5 ívából származó ivadékcsoportja fejlődik ki, de ezek növekedését és kondícióját – a küszhöz képest – a hőmérséklet kevésbé befolyásolja. Az ivarérett dévérkeszeg-állomány biomaszája kb. 160 kg/ha, éves termelése 44 kg/ha. Állománysűrűsége az eutrofizáció következtében – főleg a Keszthelyi-öbölben – kb. 5–10%-kal növekedett, ami a táplálékért való versengés fokozódásához vezethet. A dévérkeszeg halászati kihasználása (41%) biológiai termelőképességéhez viszonyítva optimális, állománya a vizsgált fajok között a legstabilabb. Maximális hozam 9–13 éves korában érhető el (5. ábra).

A fogassüllő populációk struktúrája, növekedése az utóbbi évtizedben tapasztalt állományritkulás miatt jelentősen változott. Az ÉK-i medencében jelenlevő korcsoportok száma (13) több, mint a Keszthelyi-öbölben (8). A törzshossznövekedés üteme az ÉK-i medencében az eutrofizáció előrehaladtával kezdetben lassult, majd egyedsűrűségének nagyfokú ritkulásával gyorsabbá vált, mint 10 évvel ezelőtt (4. ábra). Növekedésének sebességét 1978-ban a korábbi megfigyelésekkel ellentétben,

egyedsűrűségétől függetlenebbnek és területenként eltérőnek találtuk: a tó hossz tengelye mentén ÉK-ról DNY-i irányban növekedése gyorsabb, éves mortalitása kisebb mérvű. Az ivarérett állomány termelőképességéhez mérten „föülhalászott” (6. ábra), ezért fokozott védelemre szorul.

A ragadozó őn állománystruktúrája, növekedése a tó különböző vízterületein kisebb eltéréseket mutatott. Intenzív növekedésének nyíltvízi életmódja kedvező. Az őn átlagos biomaszáját 0.37 kg/ha-ra, állománsűrűségét 0.4 db/ha-ra becsültük. Viszonylag ritka népességsűrűsége miatt állománya instabil, kis termelőképességű ($P/B = 28.6\%$, éves mortalitása 48%), biológiailag „föülhalászott”. Maximális hozamot 4 éves korában ad (7. ábra).

A garda viszonylag gyors növéssű, pelágikus halfaja a tónak. Termelékenysége, éves mortalitása az ÉK-i medencében és a tó középső részén kismértékben különböztek. Az ivarérett állomány veszteségét döntő mértékben a halászat okozza. Körcsoportonkénti hozamai a tó középső vízterületén kb. 2/3-dal magasabbak, mint az ÉK-i medencében. Maximális hozamot 9.5–10 éves korban érhet el (8–9. ábra). Korábban évente 100–150 tonna gardát rogtak ki a Balatonból, mely mennyiség 1965 óta folyamatosan csökkent, s 1978-ban már csupán 9.3 tonna volt. Ilyen nagyfokú állományritkulást eddig egyetlen más, halászattal hasznosított balatoni halfajnál nem észleltünk. Fokozott védelme indokolt.

A halállomány védelme és egyensúlyban tartása érdekében a halászati tevékenységet a tó halfajainak jelenlegi termelőképessége szerint kell irányítani, s ennek a tevékenységnek alkalmazkodnia kell az élővilág kedvező vagy kedvezőtlen átalakulásához. A tó halállományának fajösszetételében, a különböző populációk struktúrájában és dinamikáiban lezajló változások komplex vizsgálatával megismert törvényszerűségek jelentik azt a biológiai hátteret, amelyre a Balaton halgazdálkodását alapozni kell.

Bevezetés

A Balaton tudományos tanulmányozása során közölt munkákból megismerehettük a tó „eredeti” halfaunáját (Vutskits 1913, Hankó 1931, Lukács 1932). A faunisztikai felmérések követően az 1950-es években végzett autökológiai, majd az 1960-as években folytatott synökológiai kutatások fontos adatokkal egészítették ki ismereteinket a tó és környéke halainak viselkedésmódját, környezetigényét, növekedését, szaporodásának körülményeit, esetenként állománystruktúráját és táplálkozási kapcsolatait illetően.

1967-től, amikor néhány éves szünet után a MTA Biológiai Kutatóintézetében (Tihany) újra elkezdtük a tó halfaunájának rendszeres tanulmányozását, a megoldandó feladatok köre bővült, a vizsgálatok szemlélete változott, s a feltáró munka a különböző halfajok állományain belül és egymáshoz közt érvényesülő hatások mennyiségi leírását tűzte célul. Mivel az állományok dinamikáiról, táplálék- és energiaforgalmazásáról, külső és belső eredetű hatásokra adott válaszairól, stabilitásáról, stb. csak szórványos ismereteink voltak, ezért kutatásainkat főleg ezek megismerése érdekében folytattuk. Számos olyan biológiai törvényszerűséget ismertünk meg, amelyek lehetővé

tették az egyes halfajok populációinak a tó biológiai rendszerében betöltött szerepe megértését, de újabban olyanokat is felismertünk, amelyek alapján néhány faj populációiról alkotott nézetünket a tavi környezet változásai miatt revideálnunk kellett. 1975-ig a kutatások korábbi eredményeit már összefoglaltuk és közöltük (Bíró 1977a, b, c, 1978a, 1980d), ezért jelen munka célja az 1976–80 közötti vizsgálatok tanulságainak összefoglalása és értékelése. Újabb eredményeink további kutatások alapját képezik, és az elmélet mellett a gyakorlat számára is közvetlenül hasznosítható ismeretanyagot nyújtanak.

1. A HALFAUNA VÁLTOZÁSAI

A századforduló óta, majd az 1930-as években lezajlott faunaváltozást követő időszakról kezdve csak szórványosan közölt faunisztikai felvételekből következtethetünk a Balatont és vízgyűjtőjét korábban benépesítő halfajok összetételére. Több mint 20 évvel ezelőtti viszonyokat tükröz az a legutóbb közölt fajlista, amely a gyakori, illetve a ritkán vagy igen szórványosan előforduló halfajokat sorolja fel – eredetük megjelölése nélkül (Ribíánszky és Woynárovich 1962). A Kárpát-medence kb. 74 halfajából a Balatonban és vízgyűjtő területén feljegyzett előfordulása alapján, nem számítva a téves leírásokat, kb. 41–42 faj tekinthető „őshonos”-nak (1. táblázat). Számos ezek közül már teljesen kipusztult, de korábbi vagy újabb keletű honosítások eredményeként É-amerikai, ázsiai ill. É-európai elemek is bejutottak a tóba és vízgyűjtőjére, amelyek többsége sikerrel alkalmazkodott a Balaton egyedi környezete nyújtotta feltételekhez (ma a tóban kb. 20–24 faj él, ezek közül néhány csak a vízgyűjtőn fordul elő, vagy már ott is kipusztult). Távoleső faunaterületek összesen 13 halfajának betelepítéséről vagy spontán megjelenéséről, illetve véletlen behurcolásáról tudunk (2. táblázat). 1970-ben a *Neogobius fluviatilis* gradáció-szerű felbukkanása keltett figyelmet (Bíró 1972a), majd egy évvel később a *Pseudorasbora parva*, mint haszonhalakkal behurcolt, nemkívánatos elem jelenlétét és térfoglalását tapasztaltuk (Bíró 1971). E két kistermetű hal mellett a többi, meghonosodottnak tekinthető faj közvetve vagy közvetlenül részese a gerinctelen fauna és a halállomány összetételbeli megváltozásának. Jelenlétük a tóban új trofikus kapcsolatok kialakulását idézheti elő, illetőleg újabb ökológiai (kompetíció, niche-váltás, táplálkozásbeli elkülönülés), parazitológiai stb. kérdéseket vethet föl (Bíró 1977c, 1978a). A tó és vízgyűjtője teljes halfauna-listájának összeállítása

ebből a szempontból sem közömbös, bár nem tükrözheti azokat a tér- és időbeli változásokat, amelyek a halfauna összetételében időközben végbe mentek. A környezeti változások, művi beavatkozások hatására ui. a gazdaságilag értékes, de biológiai értelemben is fontos halak (fogassüllő, ragadozó őn, dévérkeszeg, garda stb.) állományaiiban jelentős, csaknem visszafordíthatatlan arányeltolódásokat észleltünk, amelyek térben és időben eltérő módon és mélységben történtek, és az egyes halfajokat is különböző mértékben érintették. E változások felismerése szükségessé tette azokat a populációdinamikai vizsgálatokat, amelyek pl. a halgazdálkodás mindaddig hiányzó biológiai hátteréül szolgálhatnak és a Balaton jelenlegi haltermő képességét elemzik (Bíró 1977a, 1978a, 1979c).

2. HALPOPULÁCIÓK DINAMIKÁI

1976–80. években végeztük azokat a vizsgálatokat, amelyek különböző halfajok állománystruktúrájának, növekedésének, mortalitásának, átlagos egyedsűrűségének, biomasszájának és éves produkció-rátájának megismerését eredményezték.

2.1. KÜSZ (*ALBURNUS ALBURNUS*)

1976-ban összesen 3976 küsz-ivadék növekedését vizsgáltuk, mely példányok két egymást követő ívásból származtak. Két növekedési perióduson keresztül (1976, 1977) tanulmányozva a törzshossz- és testsúly változását, megállapítható volt, hogy a korábbi ívásból származó ivadékcsoporthoz az első év végéig 25,5 mm-es törzshosszat és 245 mg-os testsúlyt ér el, s azonos évben a második ívásból származó példányok csak 21,5 mm-t és 129 mg-ot. Mindkét ivadéksorozat téli „szétnövését” követően a testhosszak tavaszi kompenzálódását tapasztaltuk. A második év végére az első generáció átlagos törzshossza 65,5 mm, testsúlyuk 3355 mg volt, a második generációé pedig 47,4 mm és 1510 mg. Mindkét ivadékcsoporthoz szerzonális növekedésgörbéi lépcsőzetesek és aszimptotikusak voltak (1–2. ábra). Kondíciójuk az első nyáron jellemző szezonális változást és hőmérsékletfüggést mutatott, szemben a második növekedési periódussal, amikor a vízhőmérséklet az értékét már kevésbé befolyásolta. 1976-ban az első és második generáció kondíciója mintegy 36 ill. 67%-ban függött a víz hőmérsékletétől, s 64 ill.

33%-ban egyéb tényezők befolyásolták. 1977-ben az első ivásból származó ivadék kondíciója kb. 11%-ban, a másodiké pedig már csak 1%-ban függött a hőmérséklettől, s 89 ill. 99%-ban egyéb tényezők (valószínűleg a táplálkozási körülmények) befolyásolták. Az elsőnyaras küsz-ivadék törzhossz- és különösen súlynövekedésében július–október, illetve július–szeptember folyamán jelentkező kisebb mérvű megtorpanást korábban a fogassüllő-ivadék fejlődésében is megfigyeltük (Bíró 1972b). A jelenséget az ivadék táplálkozásmódja, a parti sávban rendelkezésre álló táplálékkészlet és az elfogyasztott táplálék, a tér, az állomány sűrűsége, valamint a klíma és más szervezetek hatása (pl. ragadozás) okozzák. A hőmérséklet a balatoni küsz posztembrionális fejlődésében nem limitáló tényező. A küsz életének első évében a közvetlen parti sávot népesíti be, majd az ivadék októbertől az idősebb állománnyal kevert rajokba tömörülve a nyílt vizekbe vonul (Bíró 1979e).

A küsz embrionális fejlődéséről és korai posztembrionális növekedéséről keveset tudunk. A normális fejlődését és a 2,4-D (Dikonirt) különböző koncentrációjú (25–3200 mg/l) oldataiban észlelt akut pusztulását és pathomorfológias fejlődésmenetét csak legújabban írtuk le (Bíró 1979d). Megállapítottuk, hogy a 2,4-D késleltette vagy megállította az embriók fejlődését azok korai stádiumaiban, viselkedésszerű változásokat és alaktani (torz) eltéréseket okozott. A frissen kelt lárvák a méreganyaggal szemben érzékenyebbek voltak, mint az ikrában fejlődő embriók. Az expozíciós időtől függően (24–96 óra) az LC_{50} értékek az embrióknál 12,9–159,4 mg/l között a lárváknál pedig 51,6–111,2 mg/l között változtak.

Az elmúlt évek során négy, gazdaságilag is jelentős halfaj állománydinamikáit tanulmányozva kimutattuk, hogy azok növekedése, populáció-struktúrája, mortalitása, produkció-aránya a tó egyes területein eltérő. A dévérkeszegre (*Abramis brama*), fogassüllőre (*Stizostedion lucioperca*), ragadozó őnre (*Aspius aspius*) és a gardára (*Pelecus cultratus*) megállapított fontosabb mutatókat a 3. táblázatban foglaltuk össze (Bíró 1978a, 1979b, 1980b).

2. 2. DÉVÉRKESZEG (*ABRAMIS BRAMA*)

Az ivarérett dévérkeszeg állományok növekedését korábbi években viszonylag gyorsnak találtuk (Bíró és Garádi 1974). Nem ismertük viszont a keszeg-ivadék első évi növekedését, amit 1979-ben 997 példány hossz- és súlyváltozása alapján tanulmányoztunk. A dévérkeszeg-ivadék kondíciója a küsszel

szemben nem volt hőmérsékletfüggő. Az első évi növekedése lépcsőzetes, három szakaszra különíthető. Az ikrából frissen kelt lárvák testhossza 4,5–5,3 mm, az év végére 38–76 mm-re növekedett; súlyuk ekkor 1,05–7,0 g között változott (átlag 3,55 g) (3. ábra). A különböző ivásokból származó ivadékcsoportok méretkülönbsége főleg augusztustól szembetűnő, ugyanakkor nyáron növekedésbeli megtorpanást — más halfajoktól eltérően — nem figyeltünk meg, ami arra utal, hogy táplálkozása élete első évében kielégítő. A tó parti övében évente kb. 3–5 generációja nevelkedik fel. Ezek élettere, lakóközrte a védőművekkel ellátott lotikus partszakaszokról fokozatosan a litorális öv makrovegetációval borított területére tevődik át.

A dévérkeszeg növekedése a Balatonban a korábbi adatokhoz képest gyorsabbá vált, s a tó eutróf területein népségsűrűsége is növekedett (4. ábra). Ez a változás nyilvánvaló következménye az eutrofizálódásnak és a nyíltvízi zoobenthos mennyiségi gyarapodásnak. A 3–7 éves példányok alkotta állományrész P/B-aránya 73%, éves mortalitása 62%, túlélési aránya 38%. A dévérkeszeg népségének elhelyezkedése a tóban nem homogén, a Keszthelyi-öbölben sűrűbb az állománya, mint a tó többi területén. A Balaton teljes felszínére vetítve egyedsűrűsége kb. 270 ind./ha, súly szerint 160 kg/ha. A 73%-os P/B-arálynak megfelelően az állomány 44,3 kg/ha nettó súlyt produkál. Több jel is utalt arra, hogy a dévérkeszeg állománya a fokozódó eutrofizációval párhuzamosan főleg a tó DNY-i vízterületén kb. 5–10%-kal növekedett. Az egyedsűrűség változása együtt járt az állományok méret- és kor szerinti összetételének módosulásával, és ez a termelés mennyiségét is befolyásolta. A környezeti tényezők közül az állománynagyság változásait a tavaszi, ívással időben egybeeső vízszintingadozások is előidézték. A mai Balaton dévérkeszeg állományának természetes ivadékutánpótlása az íváskori legmagasabb vízszint tartásával biztosítható. Egy jelentősebb — kb. 10 cm-es — vízszintcsökkenéskor a szárazra kerülő ívóterület kb. 2,73 hektár. A vízszint csökkenése következtében elpusztult ikramennyiség 2,5–4,8 tonnára becsülhető (1,25–2,4 milliárd darab ikra). Ha ebből csupán 1 ezrelék maradna meg, a természetes utánpótlás 1,25–2,4 millió lárvával lenne több, viszont ezek pusztulásával az állomány vesztesége (1 éves kort számítva) 9,75–18,7 tonna (Bíró 1979b). A Balatonban a dévérkeszegnek van a legsűrűbb népsége, s valamennyi halfaj közül ezt az állományt véljük a legstabilabbnak. A külső környezetből származó erős hatásokra azonban ez a faj is érzékenyen válaszol; az 1965. és 1975. évi halpusztulások a tó különböző vízterületein élő populációkat eltérő mértékben érintették.

2.3. FOGASSÜLLŐ (*STIZOSTEDION LUCIOPERCA*)

A fogassüllő növekedését a Balatonban (ÉK-i medence) tíz évvel ezelőtt tanulmányoztuk, s azt akkor viszonylag lassúnak találtuk (Bíró 1970) (4. ábra). Méretgyarapodásának intenzitását — különösen az egyedfejlődés korai szakaszában — a hozzáférhető táplálékkészlet, az állomány sűrűsége, az egyedsűrűségtől függő és méretszelektív mortalitás döntő mértékben befolyásolja (Bíró 1972b). A tó gazdaságilag és biológiai értelemben egyaránt jelentős süllőállománya a tömeges halpusztulások közötti időszakban (1965–1975) — az eutrofizálódással járó vízminőségromlás, környezeti, humán illetve biotikus hatások következtében — korábbi egyedsűrűségének (15 db/ha) 1/2–1/6-ára csökkent a tó különböző vízterületein (Bíró 1977c, 1978a, 1979a, b). A népességcsökkenés hatása az egyedfejlődésben és a populációk növekedésében egyaránt lemérhető, ezért 1978-ban a balatoni süllő növekedését újra vizsgáltuk azzal a céllal, hogy korábbi adatokkal hasonlítsuk össze (ld. 3. táblázat), illetve az állománystruktúra, növekedés, mortalitás, P/\bar{B} -arány területi eltéréseit megismerjük. A tó ÉK-i, középső (Balatonszemes környéke) és DNy-i medencéjéből származó példányok hossz- és súlymérete alapján tanulmányoztuk az állományok méretösszetételét. Növekedésüket a pikkelyeken kialakult évgyűrűk alapján vizsgáltuk. Összesen 4246 különböző méretű és korú fogassüllőt vizsgálatunk (Bíró 1980c).

A tó ÉK-i medencéjéből származó példányok törzshossza 24,1–78,6 cm között változott, döntő többségük 30–42 cm-es méretű volt és a 3+–5+ korcsoportba tartozott. Ettől kezdve a méret és kormegoszlás a 13+ korcsoportig kiegyenlített volt. A legnagyobb példány 82,9 cm méretű és 10 605 g súlyú volt.

Balatonszemes környékéről (középső medence) származó példányok törzshossza 27–66,7 cm között változott és legnagyobb számban a 31–45 cm méretű, 3+–6+ korcsoportba tartozó példányokat találtuk (81,4%). A 10+ korcsoportnál idősebb hal a mintában nem fordult elő. A legnagyobb méretű 67,0 cm-es és 6450 g-os volt. A 7+ korcsoportra jellemző átlagos törzshossz az ÉK-i medencével megegyezett, viszont az ettől fiatalabb és idősebb példányok mérete az előbbinél kisebb volt.

A tó DNy-i medencéjében (Keszthelyi-öböl) a törzshosszak 30–75 cm közé estek. A 3+–8+ korcsoportba tartozó halak méretmegoszlása — az előző területekhez hasonlóan — szintén aszimmetrikus volt, azonban az idősebbek nagyobb számban voltak jelen, mint a többi medencében. Túlnyomó többségük a 4+–5+ korcsoportba sorolható (41,6%). A 45–66 cm-es mérettar-

ományba 44,5% tartozott (5+-8+ korcsoportok). Maximális méret 74,5 cm és 8500 g volt.

A Balaton mindhárom vízmedencéjében élő süllőpopulációkra aszimmetrikus méretmegoszlás jellemző, s az állományok struktúrájában jelentős területi különbségek figyelhetők meg. 1968–70. években a tó ÉK-i medencéjében a 4+ korcsoport 29,3%-ban, az 5+ korcsoport 55,9%-ban, a 6+ korcsoport 10,2%-ban volt jelen, az ennél idősebbek összesen 4,6%-ot alkottak (Bíró 1977b, 1979a). Ezzel szemben 1978-ban ugyanitt a háromévesek 19,8%-ban voltak jelen, a 4+ korcsoport 59,8%-ra nőtt, az 5+ 12,7%-ra, a 6+ pedig 3,6%-ra csökkent, az összes többi 4,1%-ot képviselt. A területenkénti állománysűrűség-csökkenés mellett (Bíró 1979b) a fenti aránymódosulás az ÉK-i medencében az idősebb korosztályok hiányára utal. A Balaton középső és DNY-i medencéjére vonatkozó korábbi, összehasonlításra alkalmas adataink nincsenek, ezért csak a jelenlegi állapotokat rögzíthettük: az idősebb, nagyobb méretű példányok (5–8 évesek) aránya ÉK-ról DNY-i irányban közel háromszorosára nőtt. Mennyiségük az ÉK-i medencében 18,6%, a tó középső részén 34,5% és a Keszthelyi-öbölben 54,3%.

1978-ban az állományok méret-összetétele területenként a kormegoszlás különbségeit követte: az ÉK-i medencében a 30–42 cm-es (3–5 éves), a középső részen 31–45 cm-es (4–6 éves) és a DNY-i medencében a 35–60 cm-es (4–8 éves) példányok alkották a többséget.

A pikkelyévgyűrűkből visszaszámított törzshosszak alapján a fogassüllők évenkénti hossznövekedése a tó három vízterületén csupán 1–2 cm-es különbséget mutatott. Az 1+–4+ korcsoportok növekedése az ÉK-i medencében volt a leggyorsabb, a középső medencére megfigyelt értékek között helyet foglaltak el, s a törzshossz-növekedés a 4+ korcsoporttól kezdve a Keszthelyi-öbölben már intenzívebbé vált, mint az előző két területen (4. ábra).

A halak évenkénti súlygyarapodása a törzshossznövekedéssel fordított arányban állt a tó különböző területein. Az 1+–5+ korcsoportok súlynövekedése a Keszthelyi-öbölben volt a legintenzívebb, majd a 6+ korcsoporttól kezdve elmaradt a másik két vízterületen megfigyelt értékekhez képest. A tó középső medencéjében viszont az 5+–7+ korcsoportok súlygyarapodása meghaladta az ÉK-i medencéből származó példányokét. A süllő korábbi (1968) növekedése a Balatonban (Bíró 1970, 1972b) szignifikánsan gyorsabbá vált, amely egyrészt a populáció ritkulásával (Bíró 1979b), másrészt az állomány fokozott, tógazdaságban előnevelt ivadék-utánpótlásával kapcsolatos. Az egyéves korra elért kb. 11–12 cm-es törzshossz a korábbi

években megfigyelt méretet átlagosan 2–3 cm-rel haladta meg. A megritkult állomány a rendelkezésre álló táplálékot nyilván jobban hasznosítja és a populáció jelenlegi sűrűségénél növekedésük nem egyedsűrűségtől függő. A süllő évenkénti hossznövekedése a Balatonban az 1+6+ korcsoportokban 1–7 cm-rel, a 8+ korcsoporttól kezdve pedig 10 cm-rel is meghaladta az 1968-ban megfigyelt átlagértékeket, de még így is elmaradt Európa egyéb, a Balatonhoz hasonló karakterű vizeiben észlelt növekedési sebességhez képest (v. ö. Bíró 1970).

A tó eutrofizálódása (Herodek 1977) a süllőállomány növekedésében eddig nem tapasztalt változásokat okozott. Az elsődleges termelés fokozódásával a süllők növekedése kezdetben lassúbbá vált (Bíró 1977a, c), majd a biotikus és abiotikus hatásokra bekövetkezett állományritkulás után a populációk fejlődése még olyan vízterületeken is gyorsult, ahol a vízminőség hipertrófnak minősül. A gyorsabbá vált növekedést a túlélők arányának növekedése követheti. Adatainkból arra következtethetünk, hogy extrém környezeti feltételek mellett az „érzékeny” fogassüllő jóval plasztikusabb, mint azt korábban feltételeztük.

1978-ban összesen 1246 fogassüllő életkorát állapítottuk meg a pikelyeken kialakult évgyűrűk számából. Az ÉK-i medencében a 3+8+ korcsoporthoz a süllők 98,2%-a, a középső medencében 99,3%-a, a DNy-i medencében 99,2%-a tartozott. A 3 éves, illetve a 8 év fölöttiek részaránya a mintákban az állományokra nézve nem tekinthető reprezentatívnak. A többi kifogott halak többsége a 4+ (40,1–59,8%), illetve az 5+ (12,7–27,6%) korcsoporthoz tartozott, s az idősebbek részaránya kisebb volt, viszont a Keszthelyi-öbölben növekedett a tó többi területéhez képest. Ez a megoszlás az állománysűrűség különbségei mellett azok méret- és korösszetételének nagyfokú eltérését jelzi.

A pillanatnyi teljes mortalitás együtthatóját (Z) az összehasonlíthatóság miatt csak a 4+8+ korcsoportokhoz tartozó egyedszámok logaritmusai-val számítottuk. Értéke az ÉK-i medencében $1,0765 \pm 0,1088$, a középső medencében $1,2419 \pm 0,1354$ és a DNy-i medencében $0,3644 \pm 0,0029$ volt. A túlélés rátája ($S = e^{-Z}$) sorrendben 34,1, 28,9, 69,5%; az éves mortalitás aránya ($A = 1 - S$) pedig 65,9, 71,1, 30,5% volt.

A tó három vízterületéről származó mintákban a 4+8+ korcsoportú halak kezdeti biomasszájából ($B_0 = 616,9, 667,6$ és $1187,3$ kg) az éves mortalitásnak (A) megfelelően 65,9, 71,1 és 30,5%-a elpusztult (406,5, 488,9, 362,1 kg). A biomassza veszteségét a túlélők súlygyarapodása és a természetes utánpótlás mennyisége ellensúlyozzák. A süllők átlagos biomasszája $\bar{B} = 488,4, 518,9$ és 1236 kg volt, amelynek éves produkciója (P) 289,

324,9 és 455,6 kg-nak adódott. Az ÉK-i medencében a P/\bar{B} -arány 59,2, a középső medencében 62,6 és a DNY-i medencében 38,9% volt. Értéke minden esetben a 4+ korcsoportban volt a legmagasabb (68,1, 80,8 és 70,8%), majd a korral fokozatosan csökkent, de a 8+ korcsoportban még mindig elérte vagy meghaladta az átlagos biomassa (\bar{B}) 25%-át. Mindhárom mintát összevonva, a Balatonra $P/\bar{B} = 53,8\%$ -os átlagot kaptunk (számtani átlag: 47,6%). Mintánkban a P/\bar{B} -arány az ÉK-i medencében 3,4%-kal, a DNY-i medencében pedig 23,7%-kal alacsonyabb volt, mint a tó középső részén, viszont a produkció (P) mennyiségileg a DNY-i medencében mért értéknek (455,6 kg) a tó középrészén 71,3%-át az ÉK-i medencében pedig csak 63,4%-át érte el, ahol az átlagos biomassa (\bar{B}) mennyisége is jóval alacsonyabb. A P/\bar{B} -arány az éves mortalitás (A) térbeli változását követte és a túléléssel (S) fordított összefüggést jelzett.

Az állomány kor- és méretstruktúrájának eltérései miatt a túlélés és az éves mortalitás arányai a tó két szélső medencéjében kb. kétszeres különbséget mutattak. A tó hossz tengelye mentén a P/\bar{B} -arány a túlélés rátájával fordítottan arányos, az átlagos biomassa (\bar{B}) és produkció (P) mennyiségét tekintve ÉK-ról DNY-i irányban növekszik. Ezek és a trofikus állapot között szorosabb összefüggés feltételezhető (Bíró 1980c).

2. 4. RAGADOZÓ ŐN (*ASPIUS ASPIUS*)

A Balaton öt különböző területéről származó ragadozó őnök állománystruktúráját és növekedését tanulmányozva megállapíthattuk, hogy a halászható állományrész kisebb eltérésektől eltekintve az egyes törzseken közel azonos struktúrájú (Bíró és Fűrész 1976). A különböző korcsoportokon belül már jelentősebb méretkülönbségek találhatók, jelezve az egyes vízterületek eltérő táplálékellátottságát. A mért törzshosszak alapján az évenkénti növekedés kiegyenlített, Fonyód környékén, és különösen a Keszthelyi-öbölben lépcsőzetes. Ezeken a területeken 5–6 éves korig a méretgyarapodás a korábbi évekhez képest lassúbb, amiből arra következtethetünk, hogy a vízterületek az idősebb példányok táplálékigényét ki-elégítik.

A balatoni ragadozó őnök pikkelyein képződött évgűrűk elkülönültebben fejlődnek, mint pl. a fogassüllő és a dévérkeszeg esetében. A növekedési zónák határozott elkülönülése a balatoni őnnek – mint nyíltvizi ragadozónak – kifejezetten szezonális növekedésére utal. Az őn intenzív növekedésének nyíltvizi életmódja kedvez, mivel a táplálék-konkurrencia

az ott élő fajokkal kisebb, mint a bentikus és litorális fajokkal szemben.

A Balaton öt vízterületéről származó őnők pikkely-évgyűrűi alapján visszaszámított törzshosszak évenkénti növekedésében lényeges különbséget nem találtunk, fejlődésük általában egyenletes (4. ábra). A különböző korcsoportok évjáratonkénti növekedését elemezve azt találtuk, hogy főleg a Keszthelyi-öbölben a 6+ korcsoportig, majd a 7+ korcsoporttól fölfelé a növekedés sebessége eltérő, mely különbség valószínűleg táplálkozási kapcsolatoknak tulajdonítható. A tó egyes vízterületein a növekedés kisebb mérvű eltérése a táplálkozáson kívül a vízminőséggel is kapcsolatos lehet. Az ÉK-i medence viszonylag tisztább vize az őnők fejlődése szempontjából kedvezőbbnek látszik.

Az állomány túlnyomó többségét a 4+6+ korcsoportok képviselik, s arányuk a tó különböző területein közel azonos. A 4+9+ korcsoportok éves mortalitása 48%, túlélési arányuk 52% volt. Az állományokra jellemző átlagos P/\bar{B} -arány 28,6%.

A populációra nyert paraméterek és a fogásstatisztikai adatok alapján becsültük az őn állomány nagyságát és biomasszáját (Bíró 1979c). Az állomány kezdeti biomasszája $B_0 = 27\,000$ kg-ot kaptunk (0,45 kg/ha). A test-súlynövekedési konstans ($G = 0,2314$), a kezdeti biomassa (B_0), valamint a teljes mortalitás pillantnyi együtthatója ($Z = 0,6737$) alkalmazásával számított átlagos biomassa $\bar{B} = 21\,800$ kg-nak (0,37 kg/ha) adódott. A kezdeti populáció nagyságára $N_0 = 29\,300$ db-ot (0,49 db/ha) kaptunk. Az átlagos populációszám $N = 23\,700$ db (0,4 db/ha) volt. Feltéve, hogy a populáció pillanatnyilag egyensúlyban van, az összes pusztulás $\bar{N}Z = 16\,000$ db, illetve $\bar{B}Z = 14\,700$ kg (67,4%). Természetes okokból pusztul el $M\bar{N} = 4300$ db, súly szerint $M\bar{B} = 4000$ kg (18,3%). Az „idősebb” állományrész pusztulási aránya $\bar{N}A = 11\,600$ db — közel áll a kihalászott egyedszámhoz. További becslések szerint az ivarérett állomány természetes utánpótlását képező halak mennyisége egyensúly esetén $R = \bar{N}Z = 16\,000$ db, s ez a mennyiség megegyezik a teljes pusztulással. A túlélők száma ($RA/Z = 11\,900$ db, közel azonos az „idősebbek” mortalitásával. A természetes utánpótlás becsült pusztulási aránya $N(Z-A) = 4300$ db volt.

A 4+10+ korcsoportok produkciója $G\bar{B} = 5000$ kg (0,08 kg/ha). Ez az érték alulbecsültnek látszik, mert ugyanezen korcsoportok alkotta állományrész éves termelését a P/\bar{B} -aránynak megfelelően 28,6%-nak találtuk (v. ö. Bíró és Fűrész 1976), s ez kb. 6200 kg termelést jelentene. A különbség a populáció-struktúra módosulásából és a természetes utánpótlás mennyiségének ingadozásából adódhat. A növekedés során nyert súlytöbblet ($G-M/\bar{B} = 1000$ kg illetve 0,018 kg/ha) a természetes okokból elpusztult állomány bio-

masszáját részben pótolja.

A ragadozó őn szaporodási területein (főleg a Keszthelyi-öbölben és a Zala folyó alsó szakaszán), nevelkedési körzeteiben megváltozott környezeti feltételek nyilván jelentős szerepet játszanak a halászott állomány utánpótlását képező halak korai életszakaszaiban. Az állománysűrűség és a mortalitás kapcsolatára a kompetíció és a ragadozás szintén befolyással vannak. Ezek közül a kompetíció kaphat nagyobb hangsúlyt, mert az őn ivadék olyan vízterületeket népesít be, amelyeket más fajok is sűrűn laknak. A Balaton különböző halfajaira feltárt populáció-dinamikai törvényszerűségek tükrében megállapítható, hogy a viszonylag gyér ragadozó őn állománya kevésbé stabil, mint a sűrűbb állományokkal rendelkező fogassüllő és dévérkeszeg (Bíró 1977a, c, 1978a, b).

2. 5. GARDA (*PELECUS CULTRATUS*)

A Balatonban évszázadokon át Közép-Európa legnagyobb tavi gardaállománya élt, s a „hígvízi” halászatok tömeghalának számított. Méretmegoszlását, testhossz-testsúlyviszonyát, korát, táplálékát, ivari arányát és ikraszámát a téli évszakban Entz és Lukacsovics (1957) tanulmányozták. Bár számos egyéb munkában találunk a gardaállományra adatokat, ennek ellenére biológiájáról a mai állapotában keveset tudunk. Né pessége az 1960–70-es években — a kifogott mennyiségekből ítélve — erősen megcsappant. Ezek a változások indokolták, hogy 1978-ban a tó ÉK-i és középső vízterületein vizsgáljuk a gardaállományok struktúráját, növekedését, P/\bar{B} -arányát, mortalitását. Itt összesen 2131 db különböző méretű és korú gardán végzett megfigyelések eredményeit foglaljuk össze (Bíró 1980b).

A tó ÉK-i medencéjéből és a Tihanyi-félsziget környéki vizekből származó egyedek törzshossza 14,1–38,8 cm között változott. Többségük 23–32 cm-es méretű, 4+–6+ korcsoportba tartozó volt. Balatonszemes környékén a halak törzshossza 15,5–36,2 cm közötti volt, koruk az előzőekkel megegyezett. A siófoki-tihanyi halanyagban a 24–25 (4+) és a 29–30 cm-es példányok (6+) 20,3 illetve 12,4%-ban voltak jelen. Balatonszemesnél nagyobb mennyiségben (17,9%) a 27–28 cm-es példányok voltak jelen. Azonos testhosszúságú halakhoz Siófok-Tihany környékén kisebb, Balatonszemesnél nagyobb testsúly tartozott, vagyis hasonló korú példányoknál az előző területen a testhossz, az utóbbin a testsúly növekedése gyorsabb.

A pikkelyeken kialakult évgyűrűk kevés kivétellel jól fejlettek és könnyen megkülönböztethetők voltak. A visszaszámított törzshosszak alapján

a garda évenkénti növekedése a tó két területén nem nagy, de szembetűnő eltéréseket mutatott. Balatonszemesnél a 0+–5+ korcsoportok méretváltozása gyorsabb volt, mint Siófok–Tihany környékén, majd a 6+ korcsoportban a méretek megegyeztek (30,5 és 30,2 cm), és ettől kezdve a növekedés sebessége a tó ÉK-i medencéjében vált gyorsabbá. A két vízterületen a legidősebb példányok (8+) törzhossz-különbsége csupán 1,8 cm volt. A balatonszemesi gardák egynyaras korban (0+) 10,1 cm-es átlaghosszt érnek el, a tó ÉK-i medencéjében csak 8,7 cm-t. Az évenkénti súlynövekedésük Balatonszemesnél a másodnyarasakat kivéve (1+) minden korcsoportban intenzívebb (4. ábra).

Az ivarérett gardák többsége a 4+–6+ korcsoportba tartozik, a 3+ és 7+ korúak már jóval kisebb mennyiségben voltak jelen. Lényeges korösszetételebeli különbséget a tó két területén nem találtunk.

A két vízterületen az állományok éves mortalitása 38 és 42,6%, túlélési arányuk 62 és 57,4% volt. Siófok–Tihanynál a P/\bar{B} -arány 22,8%, Balatonszemesnél 26,6% volt. Értéke a 4+ korcsoportban a legmagasabb (30,5 és 37,5%), majd a korral fokozatosan csökken. A tó két területén az egyes korcsoportok produkciója kb. 1–7%-os különbséget mutatott.

Mivel a gardának a tavon belüli mozgásáról (szaporodási, táplálékkereső és telelőhelyre történő vándorlások) újabb ismereteink nincsenek, ezért csak feltételezhetjük, hogy az állományok elterjedése, különböző korcsoportjainak aránya a Balaton egyes vízterületein az adott év egymást követő időszakában nagymértékben eltérő lehet. A testhossz-testsúly viszonyban és a növekedésben megfigyelt különbségeknek egyaránt lehet genetikai és környezeti oka. A növekedésbeli különbséget elsősorban az állományok vízterületenként eltérő sűrűsége, a térség táplálékkészlete, a víz minősége, végeredményben a fajon belül és fajok között érvényesülő hatások eredményezik. A fajon belüli hatások (pl. kompetíció) erőssége a külső környezetiékhöz képest nyilván kisebb. Erre utal az is, hogy amint a Balatonban, úgy más vizekben is, a gardaivadék az első nyáron a többi pontyféléhez képest nagyobb testméreteket ér el (Entz és Lukacsovics 1957). Vizsgálatainkban a legnagyobb példányok mérete Siófok–Tihanynál 38,8 cm és 580 g, Balatonszemesnél 36,2 cm és 474 g volt.

Az ivarérett állomány veszteségét számottevő mértékben a halászat okozza. A természetes pusztulás mértéke nyilván azért alacsony, mert a pelágikus életmódú gardának a Balatonban kevés természetes fogyasztója van. A 4+–7+ korcsoportú gardák P/\bar{B} -aránya a Balatonban kb. 23–27%-nak bizonyult, mely arány pl. a dévérkeszeghez (Bíró és Garádi 1974, Bíró 1978b), vagy akár a küszhöz képest (Bíró 1975) még akkor is igen alacsony,

ha esupán négy korcsoportra vonatkozik. Közel hasonló P/\bar{B} -arányt találtunk a ragadozó ön 4+-9+ korcsoportjaiban (28,6%) (Bíró és Fűrész 1976). Feltehető, hogy a garda és a ragadozó ön alacsony termelékenység (Bíró 1979c) pelágikus életmódjukkal és a süllőhöz vagy dévérkeszeghez képest nagyobb mozgásaktivitásukkal függ össze. A busatelepítések következtében ezek és a garda között erősödő kompetícióra (Bíró és Elek 1970), esetleg részleges táplálkozási niche-beli elkülönülésre is számítani lehet (Bíró 1977a, 1980b).

3. A HALÁSZATI HATÁSA A BALATONI HALFAJOK ÁLLOMÁNYAIRA: ÁLLOMÁNYKIHASZNÁLÁS, HOZAMBECSLÉS

Az 1965-ös nagyméretű halpusztulást követően a fogassüllő és dévérkeszeg állományainak struktúra-változása intenzív kihasználásukra utalt. Vizsgálatainkat a halászat populációváltozásokat befolyásoló hatásainak megismerése céljából folytattuk, a populációdinamikai paraméterek, fogásstatisztikai, illetve a halászati tevékenységre vonatkozó egyéb adatok együttes értékelésével. A tó megváltozott halállományának védelme és szinten tartása, a nagyüzemi halászati tevékenységnek a Balaton jelenlegi haltermőképességéhez történő igazítása napjaink egyre sürgetőbb feladata. Ilyen irányú tanulmányainkhoz ún. „dinamikus készlet modelleket” alkalmaztunk (Beverton és Holt 1957), amelyek a különböző halfajok populáció-dinamikáit jellemző paramétereket (pl. természetes utánpótlás, növekedés, természetes és halászati mortalitás arányai, halászható élettartam stb.) egy közös egyenletbe ún. „nem teljes béta függvénybe” építi, s az állományok termelékenységét, várható hozamait írja le (Bíró 1977a, c, 1978a, b, 1979c, 1980 b, d). Ezirányú kutatásainkat az 1975-ben lezajlott, második tömeges halpusztulás indokolta.

3. 1. DÉVÉRKESZEG (ABRAMIS BRAMA)

Az 1902–1979. évekre vonatkozó halászati statisztika szerint a Balaton éves halhozama aránylag alacsony: 1060–1963 tonna illetve 17–33 kg/ha között változott. A hálóhozam 70–80%-át keszegfélék – főleg dévérkeszeg – jelentik. 1902–1945 között évente kitermelt keszegek mennyisége átlagosan 606 tonna, 1946–50 között 1137 t, 1951–55 között 1366 t,

1956–60 között 1021 t és 1961–65 között 1014 volt. Hálóhozama 1945–55 között emelkedő, 1956-tól fokozatosan csökkenő tendenciát mutatott, majd 1973-ig kb. 1–2,7 tonnás ingadozások mellett a fogásértékek 889 és 1173 tonna határértékek között állandósultak.

A Balaton különböző területein a kifogott keszegek mennyisége erősen eltérő, noha részarányuk az összefogásban eléggé állandó. A Keszthelyi-öbölben a tó ÉK-i medencéjéhez képest két-háromszor többet fognak. Az öt balatoni halásztelep (Siófok, Tihany, Balatonszemes, Fonyód, Keszthely) halászlai évente összesen kb. 1972–2672 órát töltenek aktív halászattal a tavon. A 3,5–4 cm-es szembőségű, 1200 m-es kerítőhálóval egy-egy húzáskor fogott halak mennyisége Tihany és Keszthely között 400–1100 kg között változó, átlagosan 670 kg. Naponta az öt nagyhálóval az összterületnek kb. 1,5%-át (863 ha) halásszák meg. A keszegek évente kifogott egyedszáma 5,31–6,37 millió között változott (Bíró 1978a, b, 1979b).

A 2+–7+ korcsoportok alkotta keszegállomány természetes mortalitása $M = 0,3278$, a halászat által okozott vesztesége $F = 0,6395$ volt. Az állománykihasználás arányát 40,7%-nak találtuk. A keszegállomány halászati hasznosítása a 2+ korcsoporttal kezdődik, bár elvértve másodnyaras (1+) példányok is előfordulnak a kifogott halak között. Ezek együttesen 26%-ot tettek ki. Negyednyaras (3+) halak 48%-ban, ötödnyarasok (4+) 18%-ban fordultak elő. Az 5+ korcsoport 5%-ot, a 6+ korcsoport 3%-ot, míg a 7+ korcsoport csupán 1%-ot képviselt. Ennél idősebb halak előfordulása már ritka. A kifogott keszegek törzshossza 12–35 cm. A nagyhálók 50%-os törzshossz-szelektivitására a tó különböző területein 17,5–21 cm között változó értékeket figyeltünk meg, átlagosan 19,5 cm-t.

A dévérkeszeg halászható élettartama a 2+ és a maximálisnak tekintett 14+ korcsoportok között 13 év, illetve korosztály. Gazdaságilag jelentősek a 2+–7+ korcsoportok. Ezek súlyszerinti hozama a halászat intenzitásának függvényében ($F = 0,64$) a 4+ korcsoportig kismértékben csökken, e fölött növekszik. A hozam-görbék nem mutatták a klasszikus, kezdetben csúcsozó formát az aránylag magas természetes mortalitás miatt ($M = 0,33$). Az F értékének változását a hozamok növekedése vagy csökkenése annál intenzívebben követi, minél idősebb a keszeg. A különböző korcsoportok hozamaihoz hasonlóan, de fordított arányban változik a keszegek átlagos biomasszája: az F értékének növekedésével az időegység alatt kifogható biomassa csökken (Bíró 1978b).

A hozam izo-görbék háromdimenziós diagramján a kifogásra kerülő legfiatalabb korcsoport (2+), valamint a halászat intenzitás ($F = 0,64$) szintjénél meghúzott szaggatott vonalak metszéspontja (E) az állománykihasz-

nálás mértékét mutatja (5. ábra). A maximális hozam (MH) locusa magas (9–13 éves) életkor közé esik. A hozamgörbék alapján a balatoni keszeg-állomány pillanatnyilag állandó termelő képességéből és a halászat dinamikájából ítélve kiegyensúlyozott hozamokra és produkcióra képes, mely tény sekély tavunk egyik lényeges biológiai jellemzője lehet. Az állomány-kihasználás intenzitása a biológiai termelőképesség szempontjából a dévérkeszeg esetében optimálisnak tekinthető.

3. 2. FOGASSÜLLŐ (*STIZOSTEDION LUCIOPERCA*)

A fogassüllő állomány halászati hasznosítása a harmadnyarasokkal kezdődik. Ezek részaránya az ÉK-i medencében magasabb (19,8%), a Keszthelyi-öbölben alacsonyabb (4,8%). A négyéves példányok aránya ugrásszerűen nő a tó minden területén (40–60%), s a fogások zömét is ez a korosztály adja. A Balatonon használatos kerítőhálók a süllőt az ÉK-i medencében kb. 3,5 éves korig, a tó középső medencéjében (Balatonszemes környéke) 4 éves korig, a DNY-i medencében pedig 4,5 évet meghaladó korig szelektíven fogják. A hálók 50%-ában az ÉK-i medence területén a 35 cm-es, a Balatonszemes környéki vizekben a 35,7 cm-es és a Keszthelyi-öbölben a 42,4 cm-es méretű példányokat tartják vissza, amelyek testsúlya átlagosan 572, 655 és 1019 g. A Keszthelyi-öbölben kifogott példányok átlagsúlya csaknem kétszerese az ÉK-i medencéből származó példányokéhoz viszonyítva. Az alkalmazott hálók szembőssége mindhárom területen azonos, az eltérő méret- és korösszetétel miatt azonban az állományok struktúrájában eltérő változásokat okoznak (Bíró 1980c).

Sokéves átlagban a fogassüllő az évenkénti halfogásoknak 6–12%-át tette ki (1–3 kg/ha). Az 1975. évi halpusztulást követően 4–5% közötti volt, s 1978-ban csupán 3,9% (0,76 kg/ha). A halászattal hasznosítható korcsoportok éves mortalitását korábban magasnak találtuk (65%) (Bíró 1977b, c). A hét korcsoportból álló fogassüllő-tömeget a Balatonban 393–763 tonnára becsültük, mely élősúlyból a 65%-os mortalitási rátának megfelelően évente kieső rész 256–496 tonna. Ebben a halászok fogásának részaránya 60–176.6 tonna/év volt, azaz 23,5–35,6%. A fennmaradó 29,4–41,5% kiesése a horgászatnak és a természetes okokra visszavezethető pusztulásnak (öregedés, parazita-hatások, betegségek, mérgezések stb.) tulajdonítható (Bíró 1977c, 1979a). Ezek a becsült értékek az állomány sűrűségének csökkenése következtében nyilván változhattak. Az állomány össze-

tételében, növekedésében, produktiójában, mortalitásában újabban megfigyelt területi különbségek az állomány stabilitásában meglevő további eltérésekre irányították a figyelmet.

Korábban a süllőállomány természetes mortalitását $M = 0,373$ -nak, a halászati mortalitást $F = 0,67$ -nek találtuk. Az állománykihasználás aránya -- a dévérkeszeghez hasonlóan -- 41% volt. A halászattal hasznosítható életkor 13 év, de gazdaságilag csak a 3+-6+ korcsoportok jelentősebbek nagy tömegük miatt. A fogassüllő korcsoportonkénti hozamainak, biomasszájának változása hasonló volt a dévérkeszegéhez (6. ábra). Maximális hozamokat a süllő is magas, 9-12-éves életkorban produkál.

1978-ban a Balaton ÉK-i medencéjében a halászható állomány (4+-9+) éves mortalitása 65,9%, a tó középső medencéjében 71% és a Keszthelyi-öbölben 30,5% volt. Ezeket az állományvesztéseket is döntő mértékben a halászat-horgászat okozza, és arányosak az időegységenkénti fogásokkal (Bíró 1977c, 1978a), illetve a jelenlevő állományok sűrűségével. A Balatonra is érvényesnek látszik Spangler és mtsainak (1977) az a megállapítása, hogy fokozott állománykihasználásra a sügérfélék növekedése gyorsul, a természetes utánpótlás variabilitása megváltozik, sőt az ivarérettség is gyorsabbá válik. 1969-70-ben a tó süllőállományának átlagos biomasszáját $\bar{B} = 9,7$ kg/h-ra (578 tonna/év) becsültük, amelynek a $P/\bar{B} = 50\%$ alapján az éves produktója 4,9 kg/ha volt (Bíró 1977c, 1978a). 1964-75 között a biomassza 1,6-4,9 kg/ha-ra csökkent (Bíró 1979b), s jelenleg az átlagos P/\bar{B} -arány (53,8%) számítva az éves produktója $P = 0,86-2,64$ kg/ha-ra becsülhető. A Balaton összes halhozama 1978-ban 19,4 kg/ha volt, amelyben a fogassüllő csupán 0,76 kg/ha mennyiséget ért el, s ez a becsült produktónak 88,4-28,8%-a, az összes halfogásnak pedig csupán 3,9%-a. Ez 1960-78 között a legkisebb süllőarány, amely az állomány további csökkenését jelzi. Meg kell jegyeznünk, hogy az említett időszakban (1960-78) 3,36 tonnáról 37,5 tonnára nőtt a horgászattal a tóból évente kifogott süllőmennyiség, s így 1978-ban már megközelítette a halászattal kifogott süllők mennyiségét. A balatoni fogassüllő állománykihasználására kapott korábbi és újabb adatok a termelékenységéhez mérten túlzott kihasználását és stabilitásának csökkenését jelzik. Mivel a természetes utánpótlás mennyisége az állomány egyensúlyának fenntartásához nem elegendő, az ivarérett állomány szelektívabb halászata, a szaporodóképes példányok fokozott védelme indokolt (Bíró 1979a).

3.3. RAGADOZÓ ŐN (*ASPIUS ASPIUS*)

Évente a Balatonból kifogott ragadozó őn mennyisége 0,4 és 28,5 tonna között volt (kb. 0,007–0,5 kg/ha). A legnagyobb fogást 1972-ben érték el, a legkisebbet 1965-ben jegyezték fel, amikor is a tömeges halpusztulás következtében az éves átlagos fogás 15,6 tonnáról 6,2 tonnára esett le. Időszakonként a fogásgörbén tapasztalható csökkenések az állomány tipikus biológiai fölülhalászottságára utalnak. 1965 óta a Balaton különböző vízterületein fogott őnök mennyisége viszonylag állandó volt: 2,21–2,57 tonna. A nemes halakon belüli aránya a tó különböző területein változott: Tihany és Siófok környékén megközelítette a 8–10%-ot, míg pl. a Keszthelyi-öbölben csupán 3–4% volt. Az őn-állomány az 1965-ös halpusztulást kiváltó tényezőkre érzékenyen reagált, mivel a kifogott egyedszámok felére csökkentek és 1971-ig ezen a szinten maradtak a tó ÉK-i és középső medencéjében. Ezzel szemben Fonyódnál mennyiségük közel megkétszereződött és a Keszthelyi-öbölben is növekedett. 1971–75 között az ÉK-i medencében az éves fogások tovább csökkentek.

A 3+-11+ korcsoportú őnökből időegységenként (100 óra) 517 kg-ot illetve 482 db-ot fogtak ki, ezek átlagsúlya 1,06–1,21 kg volt. Az állomány természetes mortalitása $M = 0,1831$, halászati mortalitása $F = 0,4906$ volt, az állománykihasználás aránya 35,6%. A kerítőhálók 50%-ban, a 38,7 cm méretű és 4,3 év átlagkorú példányokat tartják vissza, s a hálók szelektivitása alapvetően befolyásolja az aszimmetrikus populáció struktúrát azaz, hogy az állományból a nagyobb méretű és idősebb példányokat távolítja el. A becsült állománynagyság alapján a tóból súly- és egyedszám szerint kifogott őnök mennyisége az átlagos biomassa (\bar{B}) és populáció nagyság (\bar{N}) kb. 50,3%-át teszi ki, kezdeti értékeiknek pedig (B_0 és N_0) kb. 40,7–40,8%-át jelenti.

A ragadozó őn halászható élettartama mintegy 11 év ill. korcsoport. A hozam a 4+ korcsoportban a legmagasabb, s az 5+-tól a 13+-ig fokozatosan csökken. A hozam-kontúrok diagramján az E-pont az őn állomány kihasználásának szintjét jelzi (7. ábra). Ez a kifogásra kerülő halak legkisebb átlagos koránál ($t_c = 3,6$ év) és a halászat intenzitásának a szintjénél ($F = 0,49$) meghúzott egyenesek metszéspontjában helyezkedik el. Szemben a fogás-szálló és dévérkeszegre meghatározott hozam-kontúrokkal – mely fajoknak az őnhöz képest sűrűbb állománya él a Balatonban –, az őn esetében maximális hozam a 4+ korcsoportban érhető el. A hozam és biomassa kontúrok

alapján optimális halászat értékek $F = 0,3-1,0$ és $t_c = 3,5-6$ év közötti tartományokra tehetők. A biomassza-, populációnagyság és hozambecsléseink alapján a balatoni őn állományát intenzíven kihasználnak tekinthetjük: minél kisebb állományának sűrűsége, annál nagyobb a kihasználás aránya – még azonos halászat intenzitás mellett is (Bíró 1979c).

3.4. GARDA (*PELECUS CULTRATUS*)

A garda fogása – néhány kiugró évet leszámítva – 100–150 tonna/év között változott. Előfordulásában erős eltérések tapasztalhatók az egyes esztendőben; a fogásgörbéjén 3–5 évenként maximumok jelentek meg. Fogásának bősége elsősorban a kedvező jégviszonyoktól függ. Legnagyobb tömegben olyan években fogták, amikor enyhe télen megszakítás nélkül lehetett halászni. Tömeges halpusztulások során (1965, 1975) a gardaállomány kevésbé károsodott. Részaránya a kifogott halmennyiségben 1945–1978. években 3–25% között volt (átlag 9,84%). A Balaton évi gardahozama 0,55–5,95 kg/ha volt, átlagosan 2,26 kg/ha. A gardát elsősorban az ÉK-i medencében, Tihany vidékén fogják kb. a tó középvonaláig (Balatonszemes környéke), de ettől DNy-ra (Fonyód térsége) ritkán kerül hálókba, akkor is csak az őszi vándorlaskor. A Keszthelyi-medencéből gyakorlatilag hiányzik.

A statisztikai adatok szerint évente halászáttal töltött idő Siófoknál 417,6, Tihanynál 435 és Balatonszemesnél 479,6 óra volt, a kifogott gardák súlya 96 689 tonna (1,62 kg/ha), egyedszámuk 961 800 db volt. A fogásmennyiség azonban 1965 után évről-évre csökkent. 100 óra alatt a többől kifogott gardatömeg 4,1 tonna volt (0,069 kg/ha), illetve 40 700 db (0,68 db/ha) volt a Balaton teljes területére számítva.

Az állományra meghatározott természetes mortalitás $M = 0,0798$ volt, amit mindkét területre nézve azonosnak tekintettünk. A halászati mortalitás Siófok–Tihanynál $F = 0,3993$, Balatonszemesnél $F = 0,4751$ volt. Az állománykihasználás aránya sorrendben 31,7 és 49,1% volt.

A gardaállomány halászati hasznosítása a harmadnyarasokkal (2+) kezdődik, bár részarányuk a fogásban Siófok–Tihany környékén csupán 1,2%, Balatonszemesnél 0,6% volt. A 3+ korúak ugyanitt 7,7 illetve 3,9%-ban voltak jelen, a 4+ korcsoportéhoz tartozó halak részaránya 35,2 és 40,3% volt. Ettől kezdve az arányok kiegyenlítődték és egyaránt csökkentek.

Az őszi gardahalászathoz használt hálók oldalfalának szembősége 45 mm, a zsáké 25 mm. A hálók 50%-ban Siófok–Tihany környékén a 26,5

cm-es törzshosszúságú gardákat, Balatonszemesnél a 26,8 cm-es méretűeket tartják vissza, amelyek testsúlya átlagosan 203 és 223 g. A hálók szelektivitása mindkét területen megegyezik, az állománystruktúrában azonos változásokat eredményez, de a kifogásra kerülő fiatalabb halak részaránya különösen ősszel nagyobb lehet, amikor a garda különböző korcsoportjai rajokba tömörülve vándorolnak.

A hozamok a halászati mortalitás függvényében Siófok–Tihany környékén a 2+5+ korcsoportokban $F = 0,2-0,5$ között jelentkező kisebb maximumok után csökkennek, a 6+ korcsoporttól kezdve pedig már minden F -értéknél aszimptotikusan növekednek. Ugyanez figyelhető meg Balatonszemes környékén is, azzal a különbséggel, hogy ott a hozamértékek az egyes korcsoportokban kb. $2/3$ -al magasabbak az előzőnél, mely különbséget a gardák gyorsabb növekedése okozza. A 2+8+ korcsoportokban a hozam Siófok–Tihany környékén $F = 0,399$ értéknél 121–264 g között, a balatonszemesi vízterületen $F = 0,475$ értéknél 222–403 g közötti volt. Mindkét tórészen a garda halászható élettartama kb. 13 év. A 8+ korú és ennél idősebb halak részaránya az állományban azonban kicsi, gazdasági jelentősége főleg a 4+6+ korcsoportoknak van. A 10+ korcsoport hozama a fenti F -értéknek kb. kétszerese fölött még növekszik, azonban a 11+12+ korcsoportoké ettől már bármely F -értéknél elmarad. A garda különböző korcsoportjainak biomasszája a tó két területén jelentősen különbözik: az adott F -értéknél Siófok–Tihany körzetében 304–662 g között, Balatonszemesnél 467–662 g között változott. A hozam-kontúrok szerint (8–9. ábra) mindkét vízterületen a 3,6 éves példányok kerülnek először tömeges kitermelésre. Konstans F -értéknél az életkor emelkedésével az állomány termelékenysége (hozamai) Balatonszemesnél kb. $2/3$ -al magasabb a Siófok–Tihanynál tapasztaltakhoz képest. Az adott F -értékeknél maximális hozam (MH) Siófok–Tihanynál $t_c = 10$ éves, Balatonszemesnél 9,5 éves korban érhető el. A garda életkorától és a halászat intenzitásától függően Siófok–Tihany környékén 4–12,5 éves kor között, Balatonszemesnél 3–12,5 éves kor között növekvő hozamokat ad.

A fogások variációjának és a szabályosan vagy rendszertelenül jelentkező állományfluktuációnak az oka kevésbé ismert. Valószínű, hogy a garda elterjedése, egyedsűrűsége és foghatósága a tó egyes területein alapvetően vándorlási szokásaitól függ. Erre utal az a tény, hogy a garda részaránya a fogásokban sok évet tekintve 3–25% között változott. Hígvízen a legnagyobb egyszeri fogás 4,48 tonna volt. Egyes években viszont a kitermelt gardák összes súlya alig érte el az éves átlagos fogások felét; így 1956-ban

44,6 tonnát, 1970-ben 51 tonnát, 1975-ben — az utóbbi évek második legnagyobb halpusztulásának évében — csak 33 tonnát, és 1978-ban már csupán 9,3 tonnát. Ily nagymérvű ingadozást és állománycsökkenést eddig egyetlen más balatoni halfajnál sem figyeltünk meg.

A hálók szelektivitása az állománystruktúrára abban az esetben lehet kedvezőtlen, ha a populáción belül a különböző korcsoportok (évjáratok) részarányának nagymérvű változása következtében az állományok stabilitása csökken. A balatoni gardaállomány változásaiban ilyen okok is közrejátszhatnak. A halászati adatokból az állomány ritkulása nyilvánvaló. Egyértelműen azonban nem bizonyítható, hogy ezt a népességsökkenést a természetes utánpótlás hiánya, vagy a tó előrehaladott eutrofizálódása váltotta-e ki.

A hozambecslések a tó különböző vízminőségű tájain a gardaállomány eltérő termelékenységére hívták fel a figyelmet. Maximális hozamokat Siófok–Tihany körzetében 5,5–11,8 éves korban, Balatonszemesnél 4,5–11,8 éves korban nyújthat a garda. Az állománykihasználás és a túlélés rátája között szorosabb összefüggést találtunk, mint az ugyancsak kis állományú ragadozó őnnél (Bíró 1979c). A halászat intenzitásának és a halak életkorának ilyen szoros összefüggését eddig egyetlen más balatoni halfajnál sem tapasztaltuk, noha korábban már kimutattuk, hogy a kisebb állománnyal rendelkező halfajok a halászzal szemben is érzékenyebbek és konstans, de alacsonyabb halászatintenzitás mellett is instabillá válhatnak (Bíró 1977a, 1978a, 1979c).

A fajonkénti hozambecslések a halfauna termelékenységére jó indexeket nyújtanak, azonban a környezet és a populáció kapcsolatainak, változásainak feltáráshoz ismételt vizsgálatokra van szükség. A hozambecslések eredményei egyértelműen bizonyítják, hogy a kisebb termelőképességű fajoknál (garda, ragadozó őn) kisebb halászatintenzitás is nagyobb mértékben változtatja az állománystruktúrát. Hozamnövelés ezeknél csak az összes korosztály fölülhalászatával érhető el, szemben a sűrű állományú fajokkal, ahol egy bizonyos szintig az F növelésével nagyobb hozamok érhetők el anélkül, hogy a populáció struktúrája károsodna. Kevert populációkban az egyes alkotók külső — biotikus és abiotikus — hatásokra adott válaszai a növekedés, a P/\bar{B} -arány, a mortalitás, a produkció és a hozamok alapján részletesen jellemezhetők. A rendelkezésre álló adatok szerint azonban a balatoni halállományok stabilitásában (természetes utánpótlás?) térben és időben nagyságrendi eltérések vannak.

1. táblázat
A Balaton és vízgyűjtője „őshonos” halfajai

Fajnév	Első közölt leírás	Eredet és gyakori- ság
1. Kecsege, <i>Acipenser ruthenus</i>	1887.	3 – C
2. Sebes pisztráng, <i>Salmo trutta</i>	1906.	4 – C
3. Koncér, <i>Rutilus rutilus</i>	1858.	1 – A
4. Kurta baing, <i>Leucaspis delineatus</i>	1897.	3 – B
5. Fejes domolykó, <i>Leuciscus cephalus</i>	1858.	1 – C
6. Ónos jász, <i>Leuciscus idus</i>	1895.	1 – C
7. Fürge cselle, <i>Phoxinus phoxinus</i>	1858.	1 – B
8. Kele, <i>Scardinius erythrophthalmus</i>	1858.	1 – A
9. Ragadozó őn, <i>Aspius aspius</i>	1858.	1 – A
10. Compó, <i>Tinca tinca</i>	1858.	1 – A
11. Fenékjáró küllő, <i>Gobio gobio</i>	1858.	1 – A
12. Felpillantó küllő, <i>G. uranoscopus</i>	1895.	3 – C
13. Márna, <i>Barbus barbus</i>	1887.	1 – C
14. Állas kűsz, <i>Chalcalburnus ch. mento</i>	1892.	1 – C
15. Szélhajtó kűsz, <i>Alburnus alburnus</i>	1858.	1 – A
16. Sujtásos kűsz, <i>Alburnoides bipunctatus</i>	1861.	3 – C
17. Ezüstös balin, <i>Blicca bjoerkna</i>	1830.	1 – A
18. Dévérkeszeg, <i>Abramis brama</i>	1858.	1 – A
19. Bagolykeszeg, <i>A. sapa</i>	1887.	3 – C
20. Laposkeszeg, <i>A. ballerus</i>	1858.	3 – C
21. Garda, <i>Pelecus cultratus</i>	1830.	3 – A
22. Őkle, <i>Rhodeus sericeus amarus</i>	1887.	3 – A
23. Kárász, <i>Carassius carassius</i>	1858.	3 – A
24. Ezüst kárász, <i>C. auratus gibelio</i>	1858.	3 – B
25. Ponty, <i>Cyprinus carpio</i>	1858.	1 – A
26. Kövicsík, <i>Neomacheilus barbatulus</i>	1858.	1 – B
27. Réticsík, <i>Misgurnus fossilis</i>	1858.	3 – B
28. Vágó csík, <i>Cobitis taenia</i>	1858.	1 – B
29. Harcsa, <i>Silurus glanis</i>	1858.	1 – A
30. Angolna, <i>Anguilla anguilla</i> ^x	1890.	4 – A

Fajnév	Első közölt leírás	Eredet és gyakori- ság
31. Lápi póc, <i>Umbra krameri</i>	1847.	2 – C
32. Csuka, <i>Esox lucius</i>	1858.	1 – A
33. Sügér, <i>Perca fluviatilis</i>	1847.	1 – C
34. Fogassüllő, <i>Stizostedion lucioperca</i>	1830.	3 – A
35. Kőszüllő, <i>S. volgensis</i>	1861.	3 – A
36. Vágó durbincs, <i>Gymnocephalus cernua</i>	1887.	1 – A
37. Selymes durbincs, <i>G. schraetzer</i>	1887.	2 – C
38. Magyar bucó, <i>Aspro zingel</i>	1931.	2 – C
39. Német bucó, <i>A. streber</i>	1931.	2 – C
40. Tarka géb, <i>Proterorhinus marmoratus</i>	1840.	3 – C
41. Menyhal, <i>Lota lota</i>	1887.	1 – C

A fajok eredetére és gyakoriságára használt jelzések:

- 1 = cirkumpoláris, 2 = endemikus, 3 = ponto-kaspikus,
- 4 = Balti-tengerből bevándorolt;
- A = gyakori, B = kevésbé gyakori,
- C = csak ritkán előforduló vagy kipusztult.
- x = 1961-től rendszeresen telepített fej.

2. táblázat

A Balatonba és vízgyűjtőjére betelepített illetve spontán betelepült halfajok

Fajnév	Betelepítés időpontja	Eredet és gyakoriság
1. Kaliforniai lazac <i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	1880–81. ^x	5 – C
2. Kamploops pisztráng <i>Salmo gairdneri</i>	1975. ^{xx}	5 – A
3. Pataki szaibling <i>Salvelinus fontinalis</i>	1975. ^{xx}	5 – A
4. Törpe maréna <i>Coregonus albula</i>	1955., 1958., 1959. ^x	7 – C
5. Fehér amur <i>Ctenopharyngodon idella</i>	1965. ^x	6 – B
6. Fehér busa <i>Hypophthalmichthys molitrix</i>	1972. ^x	6 – A
7. Pettyes busa <i>H. nobilis</i>	1972. ^x	6 – A
8. Kínai razbora <i>Pseudorasbora parva</i>	1971. ^x	6 – A
9. Törpe harcsa <i>Ictalurus nebulosus</i>	1904., 1905., 1906. ^x	5 – C
10. Fogasponty <i>Gambusia affinis holbrooki</i>	1939. ^{xxx}	5 – A
11. Pisztrángsügér <i>Micropterus salmoides</i>	1904–1905. ^x	5 – C
12. Naphal <i>Lepomis gibbosus</i>	1904–1908. ^x	5 – A
13. Folyami géb <i>Neogobius fluviatilis</i>	1970. ^x	3 – A

5 = É-Amerikából, 6 = Ázsiából (Amur vízrendszere),

7 = É-Európából betelepített;

A = gyakori, B = ritkán előforduló, C = kipusztult;

Telepítés helye: ^x Balaton, ^{xx} Ódörög, Viszlói-patak, ^{xxx} Hévízi-tó.

3. táblázat

Néhány gazdaságilag jelentős balatoni halfaj populációira jellemző paraméterek

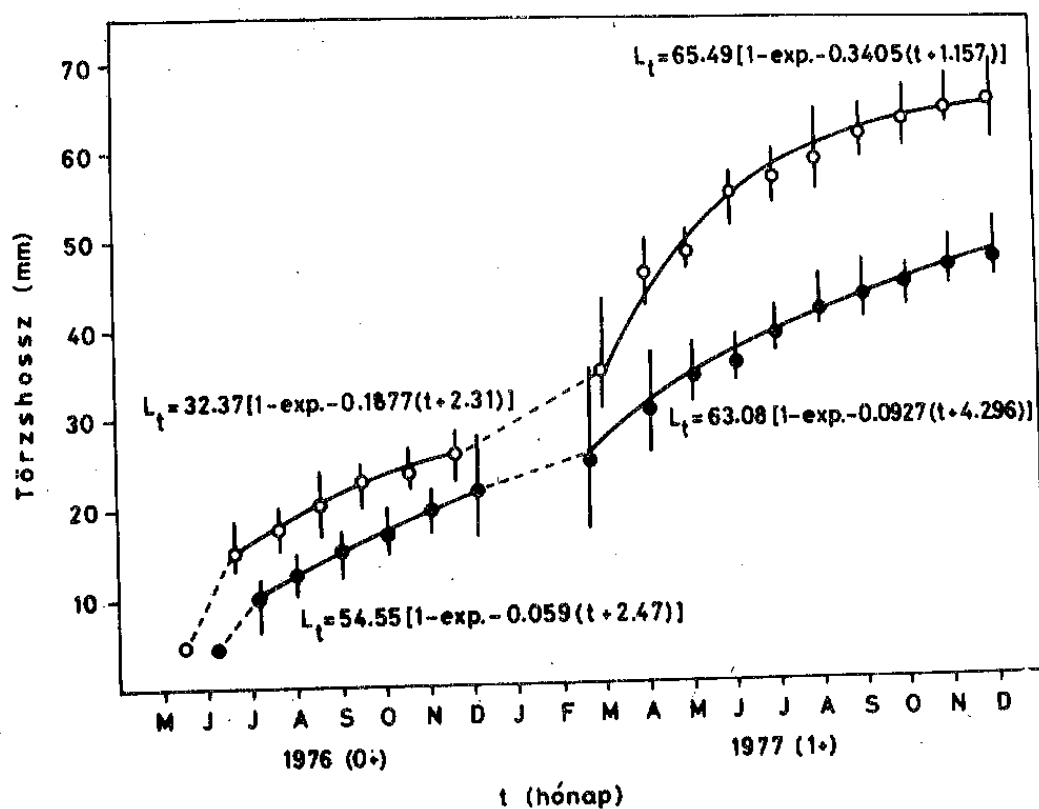
Változó	Fogasszűlő	Ragadozó őn	Dévéri keszeg	Garda ^{xx}
Átlagos biomassa (t/év)	578	21,8	9578	?
Átlagos biomassa (kg/ha)	9,7	0,37	160	?
Populációsűrűség (ind./ha)	15	0,4	270	?
P/B arány (%)	50	28,6	72,6	22,8–26,6
Éves produkció (kg/ha)	4,9	0,1	44,3 ^x	?
Összes halfogás (t/év)	119	10,7	1004	135
Halfogás (kg/ha/év)	2	0,18	16,8	2,26
100 óra alatt fogott halmennyiség (t)	3,9	0,52	43	6,8–3,2
Kifogott halak legkisebb életkora (év)	2,9	3,6	2,4	3,6
Maximális kor (év)	15	15	14	14
Átlagos törzshossz (cm)	36	42,2	19,5	26,6
Átlagos testsúly (g)	603	1136	172	203–223
Maximális törzshossz (cm)	75,7	68,2	47,7	51,8–40,4
Maximális testsúly (g)	6429	3884	2754	786–709
Hossznövekedés együtthatója (K)	0,1376	0,1518	0,1277	0,1169–0,1843
Súlynövekedés együtthatója (G)	0,5051	0,2314	0,4652	0,2150–0,237
Teljes mortalitás együtthatója (Z)	1,0442	0,6737	0,9989	0,4792–0,5549
Természetes mortalitás (M)	0,373	0,1831	0,3278	0,0798
Halászati mortalitás (F)	0,671	0,4906	0,6395	0,3993–0,4751
Éves mortalitás (A = %)	65	48	62	38–43
Túlélés aránya (S = %)	35	52	38	62–57
M/K arány (= M')	2,69	1,18	2,57	0,68–0,43
F/K arány (= F')	4,87	3,23	5,01	3,42–2,58
Z/K arány (= Z')	7,59	4,44	7,82	4,10–3,01
Maximális hozamot adó életkor (év)	9,9–12,3	4	9–13	10–9,5
Állománykihasználás aránya (%)	41	35,6	40,7	32–49
Optimális egyedsúly (g)	942	1436	431	426–474

^x nettó produkció,^{xx} A tó ÉK-i és középső vízterületére vonatkozó értékek, egyébként átlagok.

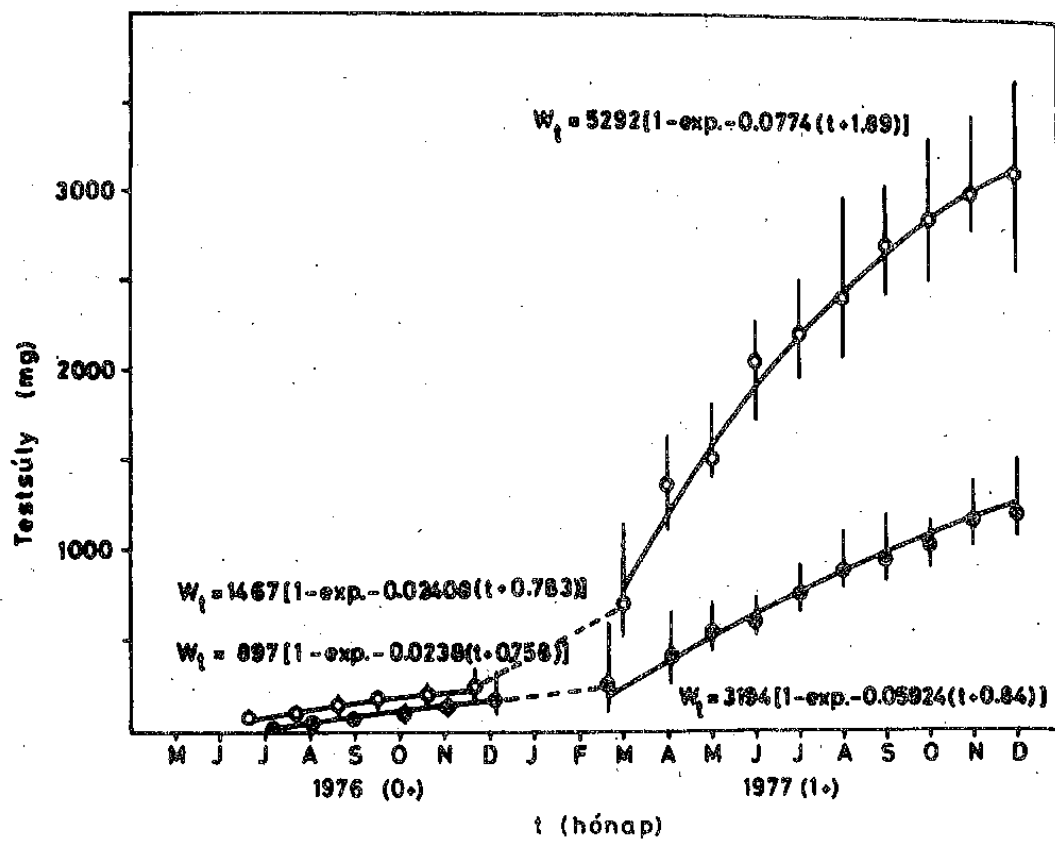
IRODALOM

- Beverton, R. J. H., Holt, S. J. 1957: On the dynamics of exploited fish populations. Fishery Invest. London, Ser. 2, vol. 19, pp. 533.
- Bíró, P. 1970: Investigation of growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. Annal. Biol. Tihany 37, 145–164.
- Bíró, P. 1971: *Pseudorasbora* a Balatonban. Halászat XVIII (65) évf. 2. sz. p. 37.
- Bíró, P. 1972a: *Neogobius fluviatilis* in Lake Balaton – a Ponto-Caspian goby new to the fauna of central Europe. Journal of Fish Biology 4, 249–255.
- Bíró, P. 1972b: First summer growth of pike-perch (*Lucioperca lucioperca* L.) in Lake Balaton. Annal. Biol. Tihany 39, 101–113.
- Bíró, P. 1975: The growth of bleak (*Alburnus alburnus* L.) (Pisces, Cyprinidae) in Lake Balaton and the assessment of mortality and production rate, Annal. Biol. Tihany, 42, 139–156.
- Bíró, P. 1977a: A Balaton ichthyológiai kutatásának újabb eredményei és perspektívái. Annal. Biol. Tihany 44, 161–180.
- Bíró, P. 1977b: Food consumption, production and energy transformation of pike-perch (*Stizostedion lucioperca* L.) population in Lake Balaton, Acta Biol. Iugoslavica Ichthyologia 9 (1), 47–60.
- Bíró, P. 1977c: Effects of exploitation, introductions, and eutrophication on percids in Lake Balaton, J. Fish. Res. Board Canada 34, 1678–1683.
- Bíró, P. 1978a: Exploitation of fishery resources of Lake Balaton. Verh. Internat. Verein. Limnol. 20, 2146–2149.
- Bíró, P. 1978b: Yield-per-recruit estimates for bream (*Abramis brama* L.) in Lake Balaton, Hungary, Aquacultura Hungarica (Szarvas) 1, 80–95.
- Bíró, P. 1979a: A fogassüllő táplálékának, növekedésének és produkciójának vizsgálata a Balatonban. Halhústermelés Fejlesztése 7, pp. 173.
- Bíró, P. 1979b: A Balaton halállományának változásai a halászat és az eutrofizáció hatásaira. MHT Országos Vándorgyűlés, Keszthely, 1979. május 17–18. III. A. 15, pp. 18.
- Bíró, P. 1979c: Human impacts on biomass, population size, and yield-per-recruits of asp (*Aspius aspius* L.) in Lake Balaton. Symp. Biol. Hung. 19, 125–139.
- Bíró, P. 1979d: Acute effects of the sodium salt of 2,4-D on the early developmental stages of bleak, *Alburnus alburnus*. Journal of Fish Biology 14, 101–109.
- Bíró, P. 1979e: First two-year growth of the bleak, *Alburnus alburnus*, in Lake Balaton. Aquacultura Hungarica (Szarvas) Vol. 2 (in press).
- Bíró, P. 1980a: First year growth of bream, *Abramis brama* (L.) in Lake Balaton. Hidrobiologia (in press).
- Bíró, P. 1980b: Growth, mortality, P/B-ratio and yield of sieve (*Pelecus cultratus* L.) in Lake Balaton. Aquacultura Hungarica (Szarvas), Vol. 3 (in press).
- Bíró, P. 1980c: A fogassüllő (*Stizostedion lucioperca* L.) növekedése, mortalitása, P/B-aránya a Balaton három vízterületén (kézirát) p. 18.
- Bíró, P. 1980d: On the dynamics of fish populations in Lake Balaton. Roczn. Nauk Roln. Ser. H. (in press)
- Bíró, P. – Elek, L. 1970: A Balaton halászata és az utóbbi évek ichthyológiai problémái. Állattani Közlem. 57, 39–49.
- Bíró, P. – Fűrész, Gy. 1976: The growth of asp (*Aspius aspius* L.) in Lake Balaton and the selective effects of commercial fisheries on population structure. Annal. Biol. Tihany 43, 47–67.
- Bíró, P. – Garádi, P. 1974: Investigations on the growth and population-structure of bream (*Abramis brama* L.) at different areas of Lake Balaton, the assessment of mortality and production. Annal. Biol. Tihany 41, 153–179.
- Entz, B. – Lukacsovics, F. 1957: Vizsgálatok a téli félévben néhány balatoni hal táplálkozási, növekedési és szaporodási viszonyainak megismerésére. Annal. Biol. Tihany 24, 71–86.
- Hankó, B. 1931: Magyarország halainak eredete és elterjedése. Egyet. Állattani Int. kiadv., Debrecen 10. szám, p. 34 + 8 térkép.
- Herodek, S. 1977: A balatoni fitoplankton kutatás újabb eredményei. Annal. Biol. Tihany 44, 181–198.

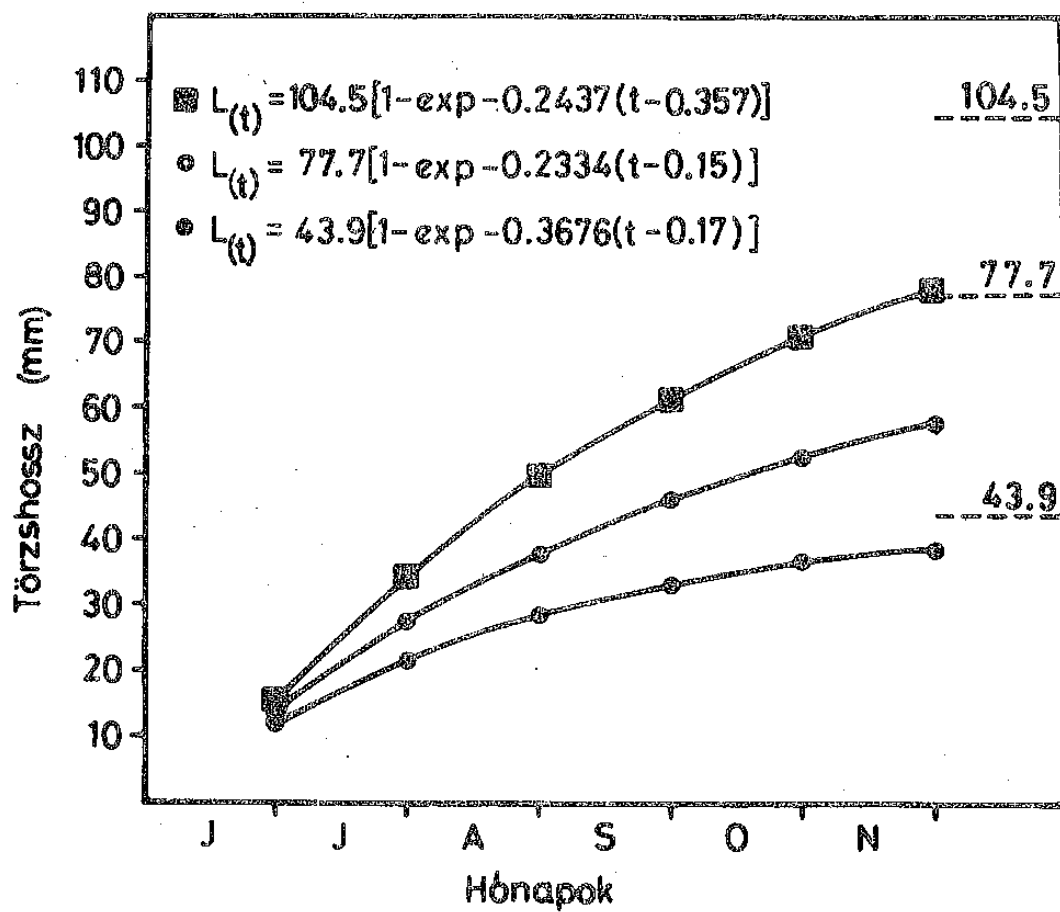
- Lukács, K. 1932: A Balaton halai gyakoriságáról. Magyar Biol. Kut. Int. Munkái 5, 17–27.
- Ribiánszky, M. – Woynárovich, E. 1962: Hal, halászat, halgazdaság. Mezőgazdasági Kiadó, Budapest, p. 310.
- Spangler, G. R. – Payne, N. R. – Thorpe, J. E. – Byrne, J. M. – Regier, H. A. – Christie, W. J. 1977: Responses of percids to exploitation. J. Fish. Res. Board Canada 34, 1983–1988.
- Vutskits, Gy. 1913: Classes Pisces. In: Fauna Regni Hungariae, Animalium Hungariae huiusque cognitorum enumerato systematica. Regia Societas Scientiarum Naturalium Hungarica, Budapest, p. 42.



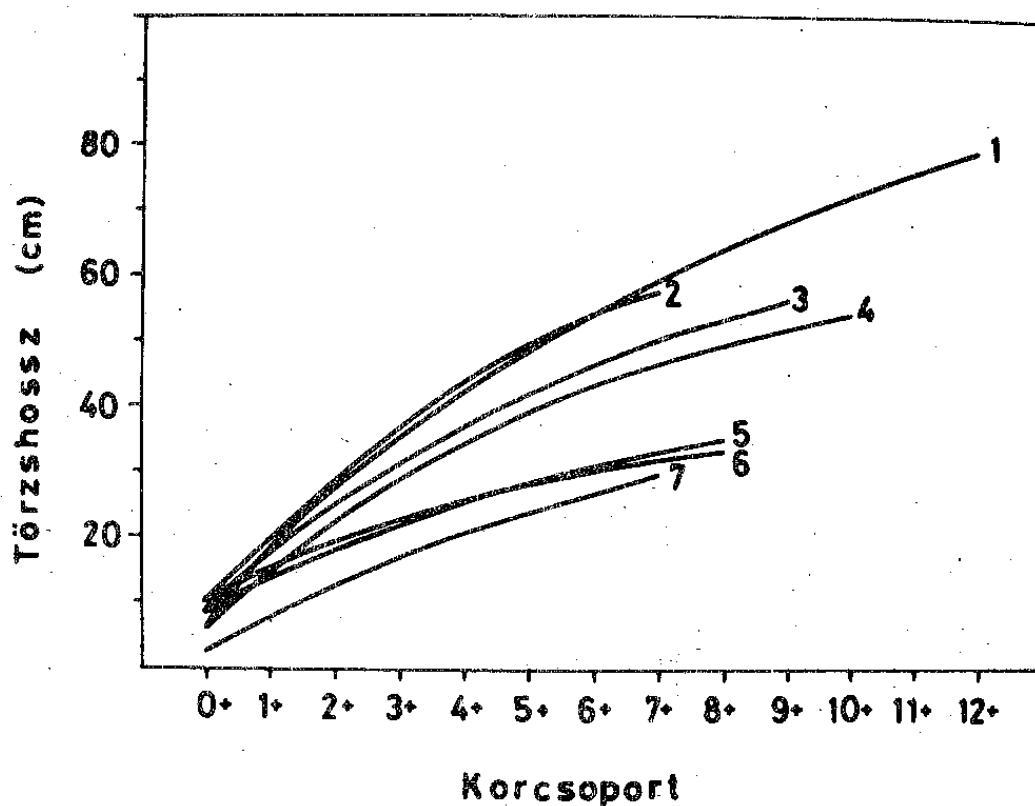
1. ábra: A kűsz (*Alburnus alburnus*) 1976. évi első (o—o) és második (●—●) ivásából származó ivadékesoport havi átlagos törzshossznövekedése Bertalanffy modellje szerint. Függőleges vonalak a törzshossz szélső értékei.



2. ábra: A kűsz (*Alburnus alburnus*) 1976. évi első (○—○) és második (●—●) ivásából származó ivadékcsoporth havi átlagos testsúlynövekedése Bertalanffy modellje szerint.



3. ábra. A dévérkeszeg (*Abramis brama*) ivadékok első nyári törzshossznövekedése a Balatonban Bertalanffy modellje szerint (\blacksquare = intenzív, \circ = átlagos és \bullet = lassú növekedésű ivadékcsoport).



4. ábra: Különböző halfajok törzshossznövekedése a Balatonban Bertalanffy modellje szerint.

1 = fogassüllő (ÉK-i medence, 1978):

$$L_t = 112,5 (1 - \exp - 0,094 (t/));$$

2 = fogassüllő (Keszthelyi-öböl, 1978):

$$L_t = 75,7 (1 - \exp - 0,1957 (t + 0,425));$$

3 = fogassüllő (ÉK-i medence, 1968):

$$L_t = 75,7 (1 - \exp - 0,1376 (t + 0,91));$$

4 = ragadozó őn (átlagos növekedés, 1974–75):

$$L_t = 68,2 (1 - \exp - 0,1518 (t + 0,63));$$

5 = garda (ÉK-i medence, 1978):

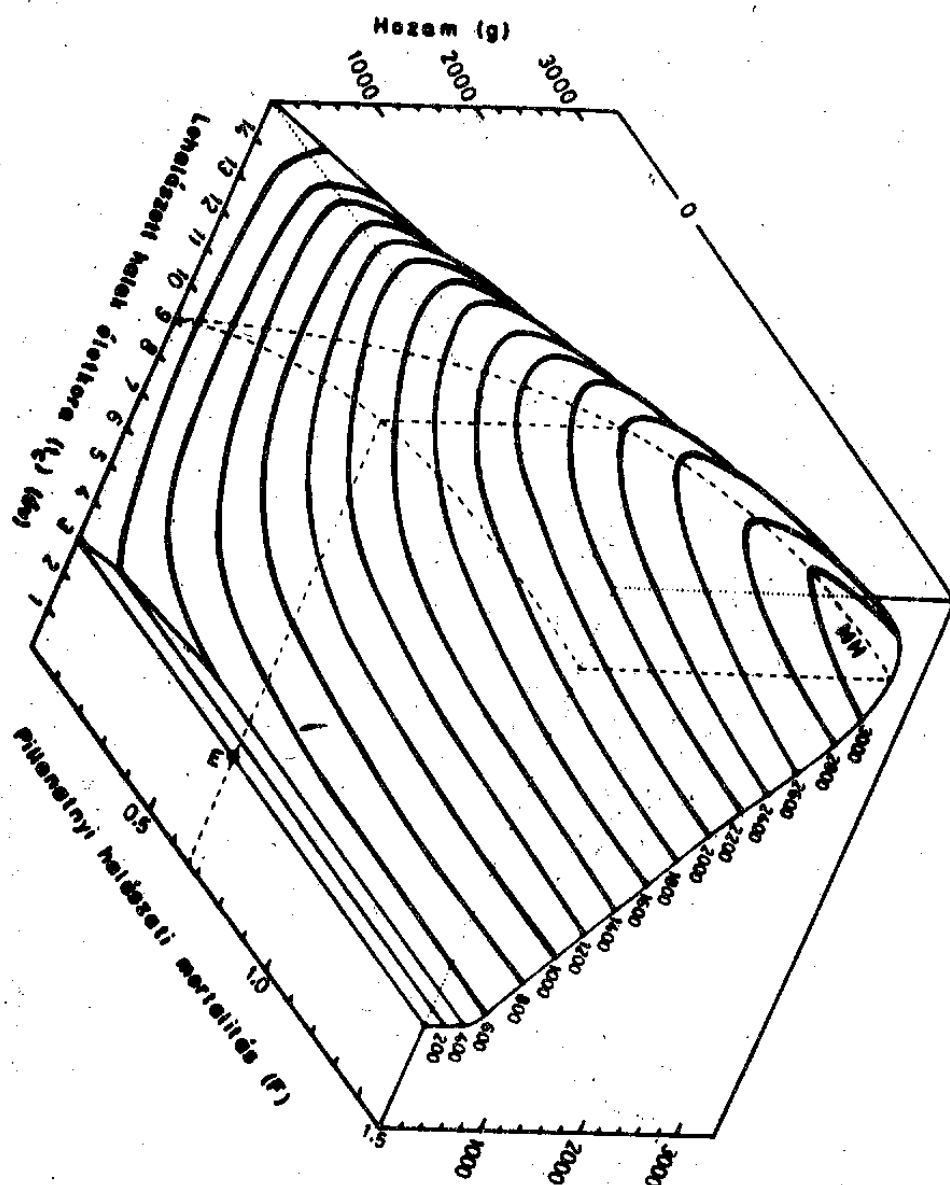
$$L_t = 51,8 (1 - \exp - 0,1196 (t + 1,58));$$

6 = garda (középső medence, 1978):

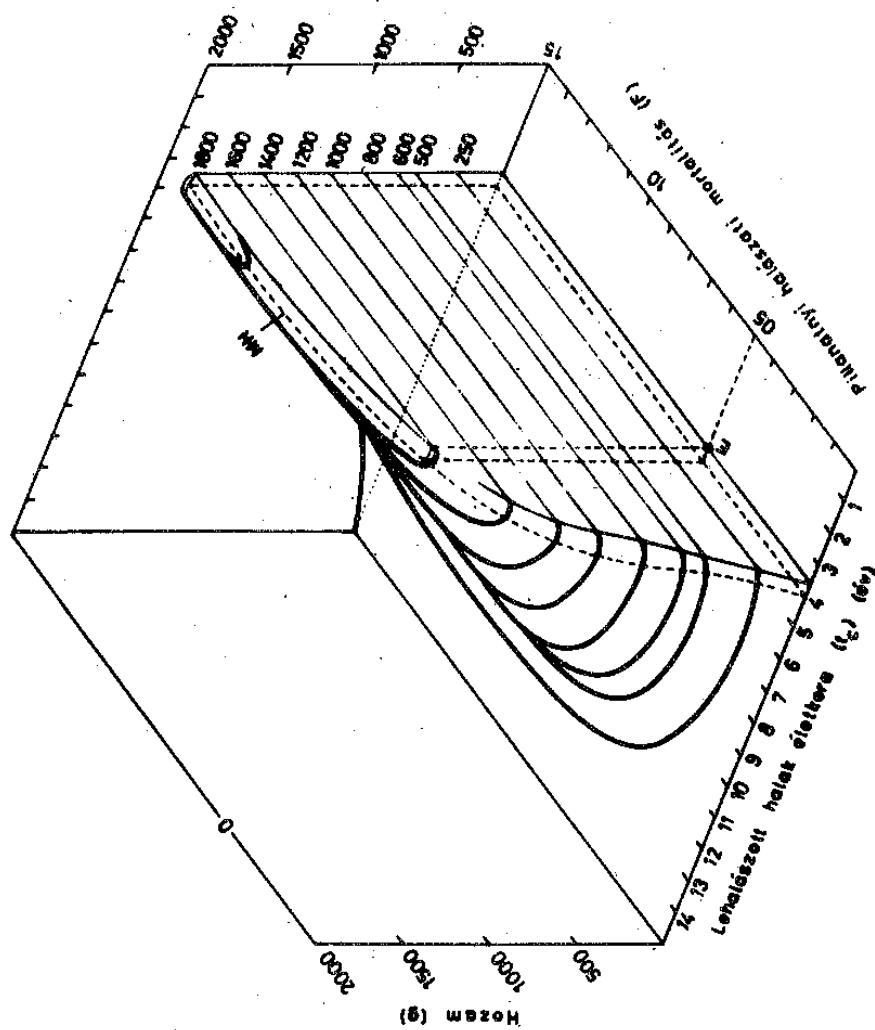
$$L_t = 40,4 (1 - \exp - 0,1843 (t + 1,57));$$

7 = dévérkeszeg (átlagos növekedés, 1972–73):

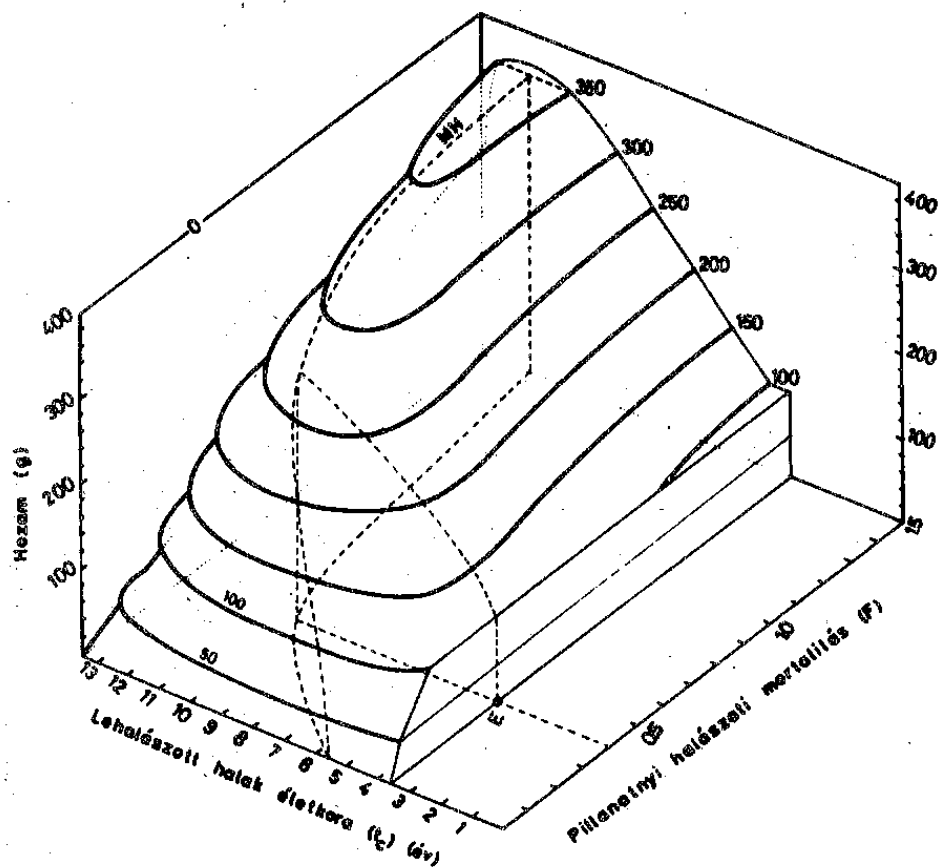
$$L_t = 47,7 (1 - \exp - 0,1277 (t + 0,457)).$$



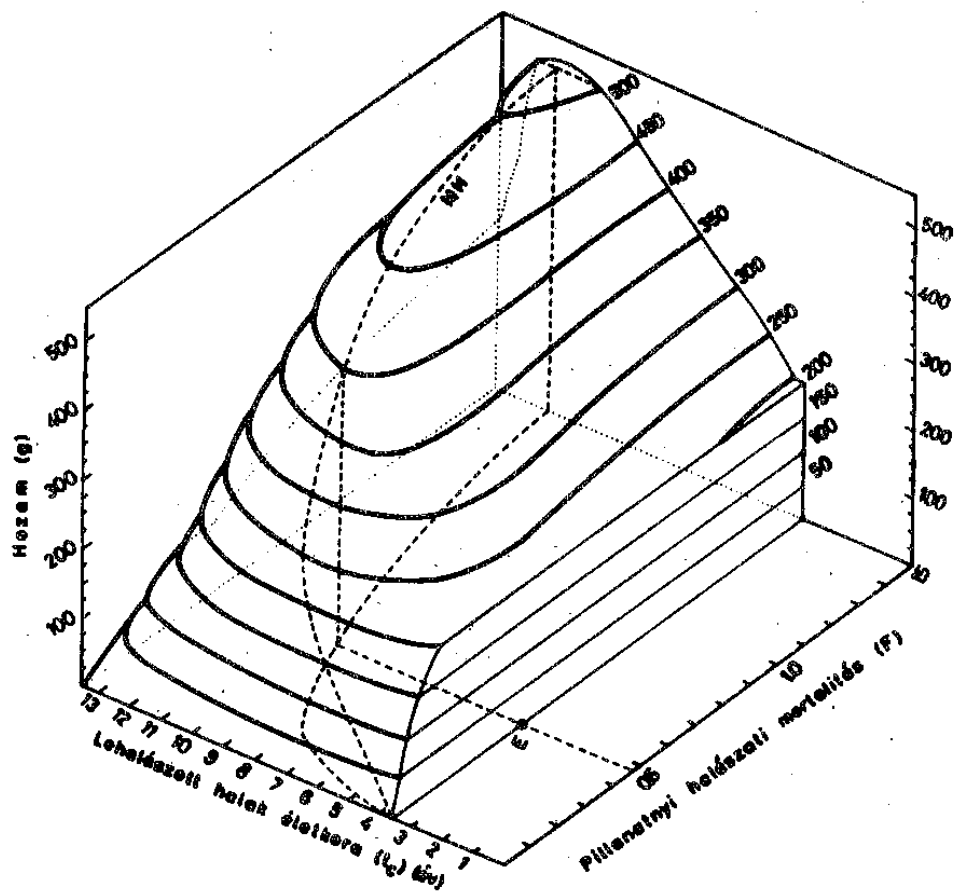
6. ábra: Hozamkontúrok a baltóni fogassüllőre (Stizostedion lucioperca)
(Btő 1977c után módosítva).



7. ábra: Hozamkontúrok a balatoni ragadozó ővre (*Aspius aspius*)
Bíró 1979c után módosítva).



8. ábra: Hozamkontúrok a balatoni gardára (*Pelecus cultratus*)
(Bíró 1980b után módosítva) (ÉK-i medence).



9. ábra. Hozamkontúrok a balatoni gardára (középső medence) Bíró 1980b¹ után módosítva).